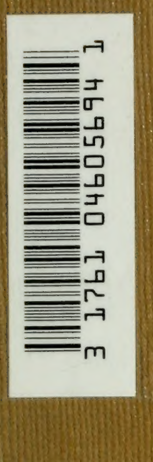
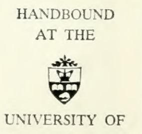












Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.

Lehrbuch

der

Entwicklungsgeschichte.

Von

Dr. Robert Bonnet,
o. ö. Professor an der Universität und Vorstand der anatomischen Anstalt in Bonn.



Mit 341 in den Text gedruckten Abbildungen.

Berlin.
Verlag von Paul Parey.
SW., Hedemannstraße 10.
1907.


LIBRARY
FEB 13 1964
UNIVERSITY OF TORONTO

Vorrede.

Das vorliegende Lehrbuch entstand auf Wunsch der Verlagsbuchhandlung, und ich darf wohl sagen auch auf Wunsch meiner Schüler. Es beabsichtigt dem Studierenden der Medizin die wichtigsten Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte des Menschen verständlich zu machen und ihm dabei das für seinen späteren Beruf Wichtige in knapper und doch möglichst erschöpfender Form zu geben. Dabei sind auch die für die Pathologie so wichtig gewordenen Reste von Organanlagen und die Rudimente solcher berücksichtigt worden. Die Schilderung der Embryonalanhänge ist auf Grund eines zum großen Teile von mir selbst bearbeiteten Materials und an der Hand mir besonders instruktiv erscheinender Typen besprochen. Ich habe zur Ausfüllung der in der Entwicklungsgeschichte des Menschen noch bestehenden Lücken die Haustiere herangezogen, weil ich die Erfahrung gemacht habe, daß sich der Student viel mehr für die Entwicklung eines Tieres interessiert, das er kennt und das auch in seiner Organisation dem Menschen näher steht, als für irgendeinen, dem Fachmann sehr interessanten, dem Anfänger aber meist recht unbekannten Selachier. Die Berücksichtigung der Haustiere macht das Buch vielleicht auch für Studierende der Tierheilkunde brauchbar. In gewissem Sinne bildet es ja die, freilich gänzlich umgearbeitete und nach jeder Richtung hin erweiterte zweite Auflage meines seit einigen Jahren vergriffenen „Grundrisses der Embryologie der Haussäugetiere“.

Nach längerem Zögern habe ich mich, selbst auf die Gefahr von Mißdeutungen hin, entschlossen, zur Illustration des Textes Abbildungen der jetzt fast überall zum Unterricht verwendeten trefflichen Modelle von Herrn F. Ziegler in Freiburg i. B. zu verwenden. Maßgebend hierfür war nicht etwa der Mangel ausreichender Serien für Orginalabbildungen, sondern der Wunsch, dem Studierenden das Verständnis möglichst dadurch zu erleichtern, daß der Text ihm bequeme Repetitionen unter Benutzung des in dem Studiensaal aufgestellten Demonstrationsmaterials ermöglicht.

Die Bezeichnungen der Abbildungen anderer Autoren habe ich mehrfach im Interesse einer einheitlichen Nomenklatur und meiner Auffassung abändern müssen.

Die Abbildungen sind von den Herren Helbig in Berlin und Häger in Greifswald unter meiner ständigen Kontrolle angefertigt. Die Bilder ohne Autorname sind Originalabbildungen.

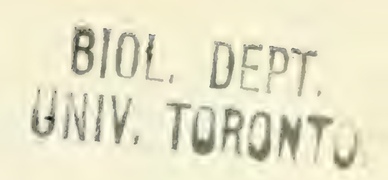
Für die Herstellung eines Teiles der Präparate (Fig. 3, 25, 26, 27 *A*, 204, 209, 234, 235, 260, 283, 291, 297, 298, 313) bin ich meinem II. Prosektor, Herrn Dr. Dragendorff, für die Fertigstellung der Serie durch den Embryo Fig. 119 *B* meinem ehemaligen I. Prosektor, Herrn Prof. Dr. Peter in Greifswald, zu Dank verpflichtet.

Bezüglich der Literatur verweise ich auf das große Handbuch der Entwicklungsgeschichte, herausgegeben von O. Hertwig, Jena, Gustav Fischers Verlag, und auf die zusammenfassenden Berichte in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgegeben von F. Merkel und R. Bonnet, Wiesbaden, J. F. Bergmanns Verlag.

Dem Herrn Verleger für seine Nachsicht gegen so manche unvorhergesehene Verzögerung in der Fertigstellung des Textes und für die würdige Ausstattung des Buches auch an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen, ist mir eine angenehme Pflicht.

Bonn, im Juni 1907.

Bonnet.



Inhalt.

Erster Teil. Vorentwicklung.

Die Geschlechtszellen.

Zweiter Teil. Entwicklung.

Errata.

Seite 5 Zeile 2 lies: statt „zwischen beiden Zellen gelegen“ „zwischen beiden gelegen“.

Seite 5 Zeile 32 lies: statt „der ganzen Spermie“ „des ganzen Spermiums“.

Seite 7 letzte Zeile lies: statt „zu einen“ „zu einem“.

Seite 47 letzte Zeile: „Die Geschlechtszellen fallen durch Platzen der Wand der Geschlechtsorgane in den Peribranchialraum, gelangen durch die Kiemenspalten in den Schlund und werden durch den Mund entleert“. Das gilt für die Eiablage des Amphioxus in der Gefangenschaft. In Freiheit werden die Eizellen durch den Abdominalporus entleert.

Seite 411 Zeile 2 lies: statt „im Oberschenkel“ „im Oberschenkelknochen“.

Einleitung.

Die entwicklungsgeschichtliche Betrachtung bildet den Weg zum Verständnis der Form und der Leistung der fertigen Organismen.

Nur im Werden erfaſst wird das Gewordene verständlich.

Das Ziel der Entwicklungsgeschichte ist aber nicht nur die Beschreibung all der Formveränderungen, welche im Organismus von der befruchteten Eizelle bis zu seiner vollen Ausbildung durchläuft, sondern auch die Erkenntnis der Gesetze und Kräfte, welche diese Formveränderungen bedingen.

Die Entwicklungsgeschichte des Individuums bis zur Geburt heißt Embryologie. (*ἔμβρυον* = das in einem anderen keimende, von *ἐν* und *βρύω* = wachsen; *λόγος* = Lehre.)

Besser bezeichnet man die mit dem Ausschlüpfen aus dem Ei oder mit der Geburt noch keineswegs abgeschlossene Entwicklungsgeschichte des Einzelwesens als Ontogenie (*ὄντα* = Individuen und *γενεά* = Entwicklung) und stellt sie der Stammesentwicklung oder der Entwicklungsgeschichte der Tierstämme oder Phylen, der Phylogenie (*φῦλον* = Stamm und *γενεά* = Entwicklung) gegenüber.

Ontogenie und Phylogenie sind neben der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie (der Lehre von den ausgestorbenen oder fossilen Organismen) Disziplinen der Entwicklungslehre. Sie untersucht den genealogischen Zusammenhang und die Umbildung der Lebewesen auf der Basis der Deszendenztheorie.

Alle in der Ontogenie auffallenden Entwicklungserscheinungen sind in letzter Linie Vermehrungs- und Wachstumsvorgänge der Zellen. Diese liefern durch wiederholte Teilung der befruchteten Eizelle das Zellmaterial zum Aufbau des Keimlings oder Embryo und seiner Anhänge.

Durch fortgesetzte Teilung der befruchteten Eizelle entsteht zunächst ein Zellenklumpen, an dem sehr bald durch die Arbeitsteilung der Zellen histologische Differenzierungen bemerkbar werden, welche zur Bildung der Keimblätter und der Gewebe führen. Durch ungleiches Wachstum, Faltenbildungen, Kontinuitätstrennungen

und Verwachsungen entstehen die Primitivorgane, d. h. die ersten und einfachsten Organanlagen. Sie können bei niederen Wirbeltieren zeitlebens bestehen oder werden bei den höheren Wirbeltieren und bei dem Menschen zu Dauerorganen von komplizierterer Form und Leistung umgebildet.

Je jünger der Embryo, in um so rascherem Tempo folgen sich die Anlagen seiner Organe. Bei den größeren Säugetieren und bei dem Menschen drängen sich die wichtigsten Entwicklungsvorgänge auf die ersten drei bis vier Wochen, bei Vögeln sogar nur etwa auf die ersten fünf Tage des embryonalen Lebens zusammen. Bei den sich im Wasser entwickelnden Tieren wird die Zeitdauer der Entwicklung durch höhere oder niedere Temperatur in hohem Grade beeinflußt.

In verhältnismäßig sehr kurzer Zeit ist also die Anlage der Primitivorgane und der Leibesform nahezu vollendet.

Beträchtlich längere Zeit braucht die Sonderung und Ausbildung der Dauerorgane und ihr Wachstum bis zu der für die Art typischen Größe.

Die während der Entwicklung des Menschen oder eines höheren Tieres auffallenden, zum Teil höchst eigenartigen einander ablösenden Embryonalformen kehren im Prinzip bei den Embryonen aller Wirbeltiere wieder. Sie liefern den Beweis, daß ihre Aufeinanderfolge durch bestimmte allgemein gültige Gesetze bedingt wird.

Je jünger ein Entwicklungsstadium eines höheren Organismus ist, um so einfacher erscheint seine Organisation, um so ähnlicher sind seine Organanlagen denen tiefer stehender Organismen. Je älter dagegen der Embryo wird, um so komplizierter wird sein Bau, um so ähnlicher wird er selbst der fertigen Form höherer Tiere und vor allem seiner eigenen Art.

Das Auftreten der in der Ontogenie aufeinanderfolgenden Entwicklungstypen ist bedingt durch Vererbung und Anpassung. Die Vererbung zwingt den vollkommeneren und neueren Organismus, in seinen Organen eine Reihe von Formen zu wiederholen, welche die Organe seiner Vorfahren, also ganze Generationen oder Tierstämme, in ihrer Stammesentwicklung durchlaufen haben.

Die Ontogenie ist in gewissem Sinne tatsächlich eine abgekürzte oder teilweise unvollständige Wiederholung der Phylogenie.

Aber niemals werden bei der individuellen Entwicklung die ausgebildeten Formen tieferstehender Tiere durchlaufen. Es gibt keine fertigen Tiere von der Gestalt der Embryonen der höheren Wirbeltiere und des Menschen. Nur die Embryonen höherer und niederer Tiere gleichen sich vorübergehend in den Grundzügen ihrer Organisation mehr oder weniger.

Auch werden manche Stadien sehr rasch durch Anpassungen an neue, bei den Vorfahren noch nicht oder im minderen Grade vorhandene innere oder äußere Verhältnisse in mehr oder minder auffälliger Weise abgeändert. So bedingt z. B. die Vermehrung oder Verminderung des Dottergehaltes der Eizelle oder deren Entwicklung im Wasser oder in der Luft sowie in der Mutter wesentliche Abänderungen in den Entwicklungsformen und die Ausbildung neuer, den Vorfahren fehlender Anhangsbildungen (z. B. des Amnions und der Placenta).

Die Ontogenie je[illegible] Wirbeltieres setzt mit der Teilung der befruchteten Eizelle ein. Die ganz außerordentlich kompliziert organisierte Eizelle enthält schon [illegible] spezifischen Eigenschaften für den sich aus ihr entwickelnden Organismus. Aus der Eizelle eines Karpfens kann sich z. B. immer nur wieder ein Karpfen, aus der eines Frosches immer nur wieder ei[illegible]n, aus der des Menschen immer nur wieder ein Mensch mit alle[illegible]akteristischen Merkmalen seiner Art entwickeln. Das ist eige[illegible] auch selbstverständlich. *Die Eizellen sind also schon v[illegible]anz bestimmter Spezialität.*

Niemals wiederholt der Embryo der höheren Tiere und des Menschen die ganze lückenlose, von seinen Vorfahren durchlaufene Reihe von Embryonalformen in allen Einzelheiten, sondern immer nur teilweise in ihren für ihn selbst wichtigsten Grundzügen.

Dabei wechselt die Dauer des Bestehens der einzelnen Formen nach Klassen, Ordnungen und Arten, ja selbst nach Individuen nicht unbeträchtlich. Manche der am frühesten erworbenen und älteren Stadien werden vielfach nur andeutungsweise und flüchtig wiederholt oder fallen ganz aus, während später erworbene und neuere, dem heutigen Zustande ähnlichere, längere Zeit oder dauernd bestehen bleiben und weiter ausgebildet werden.

Im allgemeinen gilt als Regel, daß sich ein Organ um so früher anlegt, je wichtiger es für den Organismus ist (z. B. Zentralnervensystem, Auge, Gehörorgan, Herz, Muskulatur, Harnapparat).

Manche Primitivorgane, wie z. B. der Urdarm, die Rückensaite, die Kiemenbogen, werden bei höheren Tieren nur deswegen immer wieder angelegt, weil aus ihnen wichtige Dauerorgane oder Teile von solchen hervorgehen.

Durchaus nicht alle Organanlagen gelangen zur vollen Ausbildung.

Im Laufe der individuellen Entwicklung bilden sich Organanlagen, die gar nicht funktionieren und früher oder später noch während des Embryonallebens vollkommen schwinden. Man kann sie *rudimentäre Embryonalorgane* nennen, wie die bald schwindenden Extremitätenanlagen der Embryonen der fußlosen Echsen (z. B. der Blindschleiche) oder wie die ebenfalls wieder verschwindenden Anlagen der

Schneidezähne im Ober- und Zwischenkiefer der Wiederkäuerembryonen.

Andere Organe entwickeln sich nur bis zu einer gewissen Stufe und bleiben dann auf dieser stehen. Auch die Funktion dieser rudimentären Dauerorgane ist demgemäß nur eine beschränkte oder fehlt vollkommen. Hierher gehören beispielsweise die Epiphyse, der Uterus masculinus, die Appendices der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, die Plica semilunaris des Auges, das Steißbein mit seinen Muskeln und Nerven als Schwanzrudiment.

Wieder andere Organe unterliegen im Laufe der Entwicklung einem mit oder ohne Gestaltveränderung verbundenen Funktionswechsel. Sie werden zu Dauerorganen mit neuen, ihnen urspünglich fremden Leistungen. So wird z. B. das Os quadratum niederer Wirbeltiere bei den Säugetieren zu einem Gehörknöchelchen, dem Ambos; der Ausführungsgang der Vor- und Urniere wird zum Samenleiter. Man kann diese Organe als Wechselorgane bezeichnen.

Endlich treten im Laufe der individuellen Entwicklung Organe auf, die zwar vorübergehende, aber sehr wichtige Funktionen als Schutzhüllen, Atmungs- und Ernährungsorgane übernehmen. Sie werden beim Ausschlüpfen aus dem Ei oder bei der Geburt abgestoßen. Das sind die Embryonalanhänge (Amnion, Placenta, Nabelstrang).

Die ausgewachsenen Organismen bestehen demnach nicht aus allen während ihrer Entwicklung angelegten oder auch ausgebildeten Organen. Zur vollen Ausbildung gelangen nur die Dauerorgane und die Wechselorgane. Daneben wurden die rudimentären Embryonalorgane wieder vollkommen ausgeschaltet, die Embryonalanhänge nach Beendigung ihrer Funktion abgestoßen. Eine Anzahl von rudimentären Dauerorganen aber erhält sich auch in dem fertigen Organismus. Diese rudimentären Organe und Organreste sind wegen ihrer Neigung zu Erkrankungen, wie z. B. Wurmfortsatz des Menschen, oder zu krankhaften Wucherungen (manche Reste epithelialer rudimentärer Organe) mitunter sehr verhängnisvoll für den Körper und deshalb von besonderem Interesse für den Arzt.

Aber auch morphologisch sind sie als tierische Erbschaften am Menschenleibe wichtig, sofern sie auf bestimmte Tierformen zurückweisen, bei denen sie wohlentwickelt mit wichtigen Funktionen betraut sind.

Störungen in der individuellen Entwicklung führen zu Mißbildungen einzelner Organe oder des ganzen Körpers. Je früher die Störung einsetzt, um so größer ist in der Regel die durch sie bedingte Mißbildung, welche unter Umständen die Lebensfähigkeit des Keimlings ausschließt.

Mit der Erforschung der gesetzmäßigen Ursachen der Mißbildungen befaßt sich die Lehre von den Mißbildungen oder die Teratologie (τέρας Wunderzeichen, Mißbildung).

Mit dem Ausschlüpfen aus dem Ei oder mit der Geburt ist die individuelle Entwicklung noch keineswegs beendet. Zwar treten gegen Ende des Embryonallebens die gestaltenden Vorgänge zurück gegen das Wachstum des Angelegten. Doch vollziehen sich sofort nach der Geburt neben den Abstoßungen der Embryonalanhänge noch wichtige durch die Luftatmung bei den höheren Wirbeltieren und bei dem Menschen bedingte Aus- und Umgestaltungen am Kreislauf und Respirationsapparat. Die Zähne brechen früher oder später nach der Geburt durch, und die Generationsorgane werden — wenigstens beim Menschen — erst nach Jahren funktionsfähig. Mit der eintretenden Geschlechtsreife werden auch die Geschlechtsunterschiede immer auffälliger. Aber auch in allen anderen Organsystemen spielen sich ohne Ausnahme Veränderungen ab, die mit steten Schwankungen in den Körperproportionen bis ins Alter gepaart, den Organismen das unverkennbare Gepräge der Altersdifferenzen (Jugend- und Altersformen) aufdrücken.

Bis zur Geburt kommt in buntem Wechsel der embryonalen Formen vorwiegend Ererbtes zum Ausdruck. Nach der Geburt bedingen die in der Außenwelt wirksamen Einflüsse an dem Organismus, der sich ihnen anzupassen sucht, neue Veränderungen. Die durch Anpassung am Organismus entstandenen Abänderungen kann dieser wieder auf seine Nachkommen übertragen.

So fügt jedes Individuum der von seinen Vorfahren überkommenen, teilweise nutzlos gewordenen und allmählicher Ausmerzung unterliegenden Erbschaft (rudimentäre Organe) neue, während seines Lebens erworbene Eigenschaften zu und überträgt sie auf seine Nachkommen.

Vererbung, Anpassung und Variation, d. h. Abänderungen aus uns unbekannten Gründen, bilden somit neben anderen zurzeit noch strittigen Faktoren das formbildende Prinzip der in beständigem Flusse befindlichen Organismen.

Die Tatsache der Anpassung und Vererbung ist ebensowenig wie die der individuellen Variation zu bestreiten. Die gesetzmäßigen feineren Vorgänge bei der Vererbung und Anpassung bedürfen dagegen ebenso wie die der Variation noch der Erklärung durch eingehendes Studium.



Erster Teil.

Vorentwicklung.



Die Geschlechtszellen.

I. Die reifen männlichen Geschlechtszellen: Samenzellen, Spermia.

Der entleerte normale Samen, das Sperma oder der Zeugungsstoff fortpflanzungsfähiger männlicher Individuen, besteht aus enormen Mengen von Samenzellen oder Spermien und den Sekreten der akzessorischen Drüsen des männlichen Generationsapparates.

Die Spermien allein sind die aktiven, bei der Befruchtung wirksamen Bestandteile des Samens.

Frisches Sperma ist in der Regel von weißlich durchscheinender oder milchiger Farbe und besitzt die Konsistenz dünnen Kleisters. Sein Geruch erinnert an gefeilte Knochen oder die Blüten der wilden Kastanie. Außer den Spermien kann der entleerte Samen noch abgestoßene Epithelien der ausführenden Wege (Ductus deferens, Samenblasen, Canalis urogenitalis), Rundzellen sowie Amyloidkörper aus der Prostata, ferner Fett-, Eiweiß- und mitunter auch Pigmentkörnchen enthalten. In dem abgekühlten Sperma bilden sich eigentümliche Samen- oder Spermakristalle in Form von Prismen oder Doppelpyramiden. Mitunter findet man im Samen auch nadelförmige Kristalle.

Die wegen ihrer linearen Form früher auch als „Samenfäden", wegen ihrer Beweglichkeit als „Samentierchen" oder „Spermatozoen" bezeichneten Spermien sind Abkömmlinge des Epithels der Hodenkanälchen.

Jedes Spermium ist eine auf das feinste für ihre Funktion ausgearbeitete, modifizierte, einwimperige Geißelzelle. Form und Größe der Spermien wechselt bei den verschiedenen Tieren außerordentlich und wird, wie man annehmen muß, von dem Medium, in welchem die Befruchtung stattfindet (Wasser, Säfte der weiblichen Generationsorgane), sowie vor allem von der Beschaffenheit der Eihüllen, die es, um in die Eizelle einzudringen, durchbohren mufs, beeinflußt.

An jedem Spermium unterscheidet man den Kopf, den Hals und den Schwanz, der wieder in das Verbindungsstück, das Haupt-

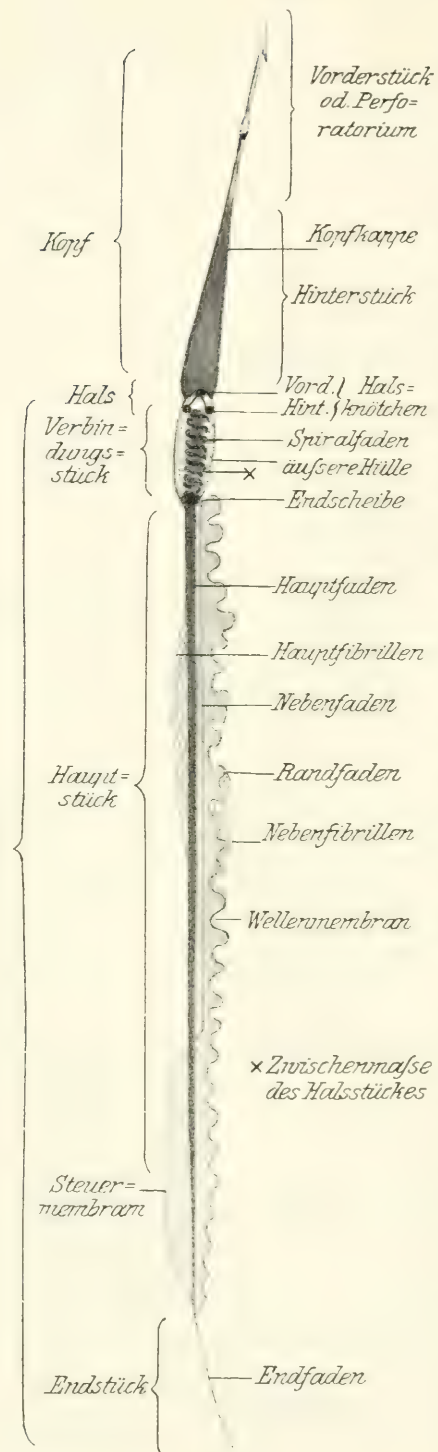


Fig. 1. Schema eines Wirbeltierspermiums mit Berücksichtigung der bei verschiedenen Wirbeltieren beobachteten Zellorgane. Spießförmiger Typus des Kopfes.

und Endstück sich gliedert (Fig. 1).

Der vordere Teil des Kopfes, das Vorderstück des Kopfes, ist von der Kopfkappe überzogen. Sie bildet am Vorderrande des Kopfes entweder nur eine schneidende Kante (wie bei dem Menschen, Fig. 2, und bei manchen Säugetieren, z. B. dem Hunde und der Katze), oder sie zieht sich in ein mehr oder minder langes „Perforatorium“ oder den „Spieß“ mit oder ohne einen Widerhaken aus (wie z. B. bei dem Wassermolche und den Salamandern, Fig. 1).

Abgesehen von diesen beiden Grundformen ist der Kopf und das Perforatorium bei den verschiedenen Wirbeltieren außerordentlich wechselnd gestaltet. Man kennt pfriemen- oder stilettartige, löffelförmige, korkzieherartig gewundene, beil- und lanzettförmige Spermienköpfe mit spieß-, stift- oder messerartigen Perforatorien.

Wie die Form der Köpfe, so schwankt auch deren Größe beträchtlich.

Der Hals ist der kürzeste, meist nur mit den stärksten Vergrößerungen und nach passender vorheriger technischer Behandlung deutlich wahrnehmbare Teil der Spermien. Er ist gelenkig mit dem Kopfe verbunden, löst sich leicht von diesem ab und besteht aus einem vorderen

und hinteren Halsknötchen sowie aus einer zwischen beiden Zellen gelegenen hellen Zwischensubstanz. In ihr bemerkt man mitunter die zwischen den Halsknötchen ausgespannten, beim Menschen noch nicht nachgewiesenen, äußerst feinen Zwischenfäden.

Durch den ganzen Schwanz verläuft der Achsenfaden. Er beginnt an den hinteren Halsknötchen und läuft am Endstück des Schwanzes in eine unmeßbar feine Spitze aus. Dabei passiert er die am hinteren Ende des Verbindungsstückes gelegene Endscheibe oder den „Schlußring“ (Fig. 1 und 2).

Im Bereiche des Verbindungsstückes umwindet ferner der in die „Zwischensubstanz“ eingebettete Spiralfaden den Achsenfaden und endet an dem hinteren Halsknötchen (Fig. 2).

Das Hals- und Verbindungsstück werden zusammen von einer „äußeren Hülle“ umscheidet, die bis zum Hinterrande des Kopfes reicht. An unfertigen Spermien oft mehr oder minder aufgetrieben, liegt sie an fertigen Spermien den von ihr umschlossenen Teilen als glatte sehr dünne Scheide dicht an.

Das Hauptstück des Schwanzes ist der weitaus längste Teil der ganzen Spermie. Es besteht aus dem Achsenfaden und einer ihn dicht umschließenden homogenen Hülle. Am Hauptstück der Urodelenspermien (Wassermolch, Salamander) bemerkt man eine sehr deutliche, während des Lebens eine auffallende Wellenbewegung zeigende Wellenmembran oder die Membrana undulatoria (siehe Fig. 1). Sie wird auch bei den Spermien mancher Säugetiere und denen des Menschen beschrieben.

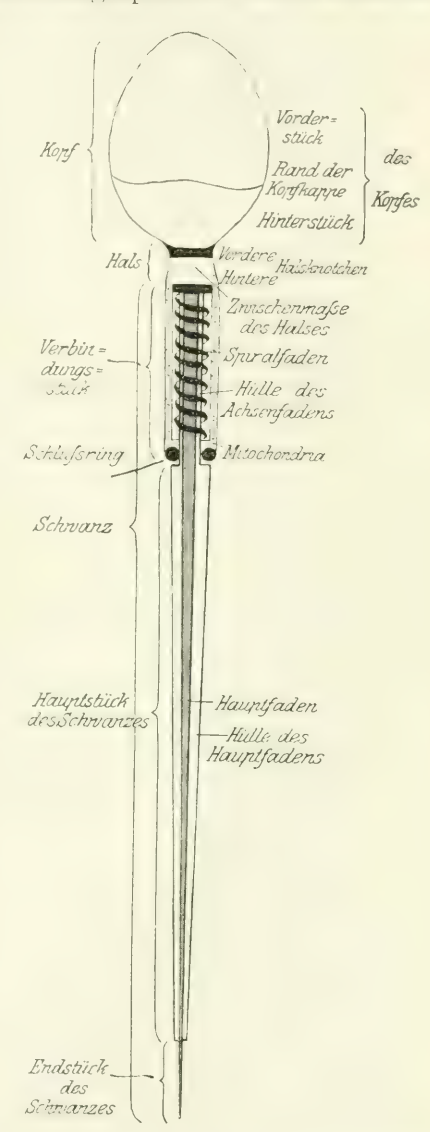


Fig. 2. Schema eines menschlichen Spermiums nach Meves.

Der Anheftungsrand der Wellenmembran ist in einer linearen Rinne

des Haupt- oder Achsenfadens eingefalzt. Ihr freier, halskrausenartig gewellter Rand enthält den Randfaden.

An die Membrana undulatoria kann sich bei manchen Spermien noch eine durch den „Nebenfaden" begrenzte Steuermembran anschließen (Fig. 1).

Das außerordentlich feine und nackte Endstück des Schwanzes ist stets viel kürzer als das Hauptstück.

Alle Fadenbildungen (Achsen-, Rand- und Nebenfaden) bestehen aus feinsten Elementarfibrillen (Achsen- und Randfibrillen in Fig. 1).

Im Hoden selbst sind die Spermien unbeweglich. Sehr lebhaft bewegen sie sich dagegen im entleerten Samen und noch lebhafter in den weiblichen Geschlechtsteilen. Sie schnellen sich bohrend unter peitschenden Schwingungen des Schwanzes mit dem Kopfe voran und können so in flüssigen Medien Ortsveränderungen von 1,2—3,6 mm in der Minute ausführen, ja sogar den scheidenwärts gerichteten Flimmerstrom in Uterus und Eileiter überwinden.

Da dieser Flimmerstrom die absterbenden, geschwächten und minderbeweglichen Spermien aufhalten, möglicherweise sogar aus dem Uterus herausflimmern kann, so werden auf dem Wege einer natürlichen Auslese gewöhnlich nur die lebensfähigsten Spermien zur Befruchtung gelangen können.

Die Dauer der normalen Beweglichkeit der Spermien ist bei äußerer Befruchtung, bei welcher die Spermien (wie bei den meisten Fischen und manchen Amphibien) ins Wasser über die Eier entleert werden, nur kurz. Sie soll sich beispielsweise bei der Forelle nur eine halbe Minute erhalten. Viel länger bleiben die Spermien bei innerer Befruchtung in den weiblichen Generationsorganen beweglich.

Im menschlichen Uterus hat man noch 7½ Tage nach dem letzten Coitus bewegliche Spermien gefunden, und ihre Lebensdauer ist da jedenfalls noch eine längere. Im Eileiter des Haushuhnes bleiben sie mindestens 24 Tage befruchtungsfähig, und in den weiblichen Genitalien der winterschlafenden Fledermäuse behalten sie ihre Befruchtungsfähigkeit monatelang. Bei diesen Tieren findet nämlich die Begattung im Spätherbst, die Lösung der Eier aus dem Eierstock und die Befruchtung aber in der Regel erst im Frühjahre statt.

In der Spermaflüssigkeit sind die Spermien überhaupt sehr lebenszähe. Sie ertragen langsames Gefrieren wie Erwärmen auf 50° ebenso wie Narkotisieren, ohne ihre Beweglichkeit dauernd einzubüßen. Schwache Alkalien begünstigen ihre Bewegungen, Säuren und namentlich destilliertes Wasser heben sie unter Ösenbildung an den Schwänzen auf. Selbst nach dem Glühen auf Platinblech erhält sich die Form der Spermien wegen hohen Kalkgehaltes auch noch nach deren Tode.

Durch Auswaschen alter Samenflecken sind die Spermienköpfe noch lange Zeit nachweisbar, eine für die gerichtliche Medizin in Notzuchtsfragen usw. wichtige Tatsache.

Längenmaße einiger Spermien:

Mensch: 52—62 μ
Hund: 66 μ
Katze: 54 μ
Stier: 65 μ
Sperling: 200 μ
Wasserfrosch: 52—73 μ
Wassermolch: fast ½ mm
Siredon pisciformis (Mexikanischer Molch): 360—430 μ.

Die Spermien wurden 1677 von dem Studenten Ham in Leyden entdeckt und von dessen Lehrer Leeuwenhoek weiter studiert. Ihrer auffallenden Eigenbewegung halber wurden sie lange Zeit für Tiere gehalten.

In einem Kubikmillimeter Sperma finden sich beim Menschen 60876, beim Hunde 61795 Spermien. Das Ejakulat des Hundes enthält in ca. 950 cbmm im ganzen 55778000. Im Ejakulat des Menschen ist ihre Zahl auf ca. 200 Millionen berechnet worden.

Ein gesunder Mann soll während seiner zeugungsfähigen Jahre rund etwa 340 Billionen Spermien produzieren können.

II. Die weiblichen Geschlechtszellen: Eizellen.

Viel später als die meist winzigen Spermien, nämlich erst im Jahre 1827, wurden die viel größeren Eierstockseier der Säugetiere und des Menschen durch C. E. v. Baer entdeckt. Wohl kannte man schon längst die mit bloßem Auge sichtbaren mehr oder minder ansehnlichen Eier der übrigen Wirbeltiere, aber man übersah das kleine Eierstocksei des Menschen und der Säugetiere, und betrachtete den in den Blasenfollikeln der Eierstöcke enthaltenen Liquor folliculi als das von der Mutter stammende Bildungsmaterial für den Keimling oder Embryo.

Erst mit der Erkenntnis, daß in der ganzen Wirbeltierreihe mit Einschluß des Menschen Spermien und Eier **Zellen**, und zwar zu besonderen und wichtigen Leistungen im höchsten Grade differenzierte Zellen sind, war das einheitliche Gesetz für die Entwicklung der Wirbeltierembryonen gefunden und die Basis geschaffen, auf welcher die moderne Entwicklungslehre ihre Probleme erfolgreich in Angriff nehmen konnte.

Zurzeit werden aber immer noch als „Eier“ im allgemeinen ganz ungleichwertige Gebilde bezeichnet. Damit wird eine gewisse Verwirrung geschaffen.

So bezeichnet man vielfach als Eier:

1. die völlig ausgebildeten, reifen weiblichen Geschlechtszellen,
2. deren noch unreife Vorstufen,
3. die mit verschiedenen Hüllen umgebenen, nach außen abgelegten Eizellen, gleichgültig ob sie befruchtet sind oder nicht, oder ob sie sich schon zu einen dem Ausschlüpfen nahen Embryo entwickelt haben.

4. Auch die von ihrer Hülle umschlossene Frucht des Menschen und der lebendig gebärenden Säugetiere nennt man in der Geburtshilfe gewöhnlich „Ei". In diesem Falle spricht man besser von einer Fruchtblase und dem von ihr eingeschlossenen Embryo.

„Eier" im gewöhnlichen Sprachgebrauche heißen die von besonderen Hüllen und Schalen umschlossenen unbefruchteten oder befruchteten Eizellen oder auch die schon in solchen zu Embryonen entwickelten Keime.

Die Eizellen durchlaufen ebenso wie die Samenzellen verschiedene Vorentwicklungszustände bis zu ihrer Reife. Man muß also zur Vermeidung von Unklarheiten diese Vorstufen parallel der bei den Spermien üblichen Bezeichnungen als Ureizellen (Archicytova), Primor-

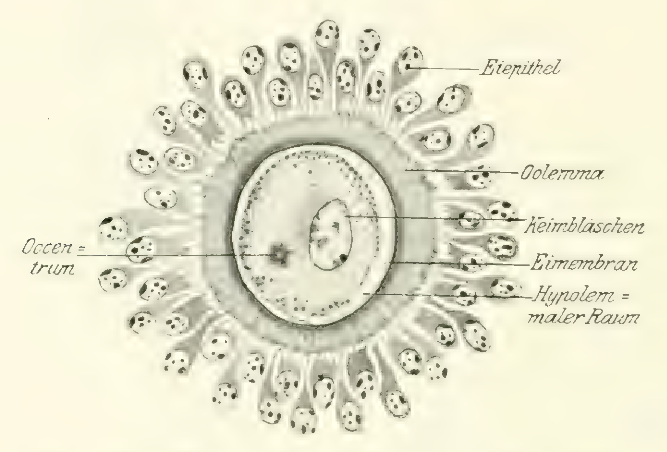


Fig. 3. Fertige Eizelle (Oocyte I. Ordnung) eines Igels, ca. 500 : 1.

dialeizellen (Oogonien), Voreier (Oocyten I. Ordnung) und Eimutterzellen (Oocyten II. Ordnung) von dem Reifei oder Ovium unterscheiden.

Die noch in den Follikeln des Ovarium befindlichen Vorstufen kann man als Eierstockseier den aus den Follikeln ausgetretenen Eizellen gegenüberstellen. Die befruchtete Eizelle nennt man, da sie nun auch Teile der Samenzelle enthält, Spermovium. Bei Eintritt der an die Befruchtung anschließenden Furchung spricht man von gefurchten Keimen. Unbefruchtete Eizellen gehen in der Tube oder in dem Uterus zugrunde.

An der fertigen Eizelle oder an der der Reife nahen Oocyte unterscheidet man wie an ihren Vorstufen alle gesetzmäßigen Bestandteile einer Zelle.

Wie jeder Zellkörper aus Plasma, so besteht auch der Eileib aus Ooplasma. Dem Zellkerne entspricht das Keimbläschen (Vesicula

germinativa) mit dem Kernkörperchen oder Keimfleck (Macula germinativa). Eine der Zellmembran entsprechende, sehr unpassend als „Dotterhaut" (Membrana vitellina) bezeichnete Hülle finde ich nur an Reifeiern oder der Reife nahen Eiern (Kaninchen, Meerschweinchen, Igel). Da sie nicht vom Dotter, sondern von dem Ooplasma gebildet wird, bezeichnet man sie richtiger als Eimembran.

Der Sphärenapparat oder das Oocentrum besteht, wie bei anderen Zellen auch, aus dem Centriol, dem Centrosoma und der das Centrosoma umgebenden Sphäre (Fig. 3 u. 7 *B*).

Der Dotter (Vitellus, λέκιθος) wird als Stoffwechselprodukt der Eizelle bei den verschiedenen Wirbeltieren in sehr wechselnder Menge im Ooplasma aufgespeichert. Er bildet nur das Ernährungsmaterial für den sich entwickelnden Embryo gegenüber dem aktiven Ooplasma.

Die vielfach noch beliebte Unterscheidung in Bildungsdotter (Ooplasma) und Nahrungsdotter (Vitellus) verwerfe ich, da die Bezeichnung „Dotter" für das Ooplasma nur zu Mißverständnissen führt und unrichtig ist.

Der Dotter besteht aus konzentrierten Nährstoffen (Eiweißkörpern, Fetten, fettartigen Substanzen) und einem für die Blutbildung des Embryos wichtigen eisenhaltigen Paranuclein, dem Hämosiderin.

Diese Stoffe sind in Form von Körnchen, Kügelchen, Plättchen, Krystalloiden oder Tropfen im Ooplasma abgelagert. Dazu können noch körnige oder diffuse Pigmente oder Farbstoffe kommen, welche die wechselnden Farben des Dotters und damit der Eizellen bedingen.

Art, Ort und Dauer der Entwicklung des Keimlings bedingen die Menge der Dotteraufspeicherung und damit auch die sehr wechselnde Größe der Eizellen.

Die Art und Dauer der Entwicklung ist aber wieder vielfach abhängig von dem Medium, in welchem sich die Eier entwickeln (innerhalb oder außerhalb der Mutter, im Wasser, in der Erde oder in freier Luft). Auch die Ausbildung der verschiedenen Eihüllen wird hierdurch beeinflußt.

Man scheidet die eierlegenden Tiere in ovipare, deren Eier erst nach der Entleerung aus den mütterlichen Geschlechtsteilen befruchtet werden (Eier der meisten Fische und Amphibien) und ovovivipare Tiere, deren Eizellen, in den Generationsorganen der Mutter befruchtet, sich auch in diesen wechselnd weit entwickeln, so daß man in den eben abgelegten Eiern bald die mehr oder weniger weitentwickelten Keime oder schon Embryonen finden kann (manche Amphibien, die meisten Reptilien, alle Vögel; von den Säugetieren nur die Kloakentiere: der Ameisenigel und das Schnabeltier). Entwickeln sich die Eizellen und Keime im Innern der Mutter noch weiter und werden, in freilich recht wechselnden Entwicklungszuständen, geboren, so spricht man von viviparen Tieren

(alle Säugetiere mit Ausnahme der Kloakentiere: der Mensch, manche Reptilien; manche Amphibien; vereinzelte Fische, wie z. B. der glatte Hai).

Übrigens gehen die verschiedenen Typen der Ei- und Fruchtablage vielfach ineinander über und bilden mitunter eine unverkennbare Entwicklungsreihe vom Einfacheren zum Komplizierteren.

Die Eier der Oviparen und Ovoviviparen müssen, sich außerhalb der Mutter entwickelnd, den *ganzen Nahrungsbedarf für den Embryo enthalten* und deshalb mit bedeutenden Dottermassen und außerdem mit besonderen *Schutzhüllen* ausgestattet sein. Dem im Uterus sich entwickelnden Keime der Viviparen dagegen wird *sein Bedarf an Nahrungsstoffen bis zur Geburt von seiten der Mutter geliefert*. Die Eizellen der Viviparen enthalten daher nur wenig Dotter und bleiben deshalb den dotterreichen Eizellen der Oviparen und Ovoviviparen gegenüber sehr klein. Man denke an die Extreme: an die mit bloßem Auge kaum oder eben noch sichtbare Eizelle des Menschen und der viviparen Säuger und die Eizellen (Gelbei) der Vögel und Reptilien, speziell an die des Straußes, die größte kugelförmige tierische Zelle mit einem Durchmesser von 15 cm!

Die Menge und Verteilung des Dotters in der Eizelle beeinflussen die Entwicklung nicht nur in physiologischer, sondern auch in morphologischer Hinsicht in hohem Grade. Eine Menge auffallender und unverständlicher Erscheinungen in der Entwicklung, namentlich der Säugetiere und des Menschen, werden nur unter Berücksichtigung der Dotterverminderung im Vergleich mit dotterreicheren Eizellen niederer stehender Wirbeltiere verständlich. Wir müssen deshalb diese Verhältnisse genauer betrachten.

Je nach der Menge des in den Eizellen angehäuften Dotters unterscheidet man *dotterarme* (oligolecithale), *mäßig dotterreiche* (mesolecithale) und *sehr dotterreiche* (polylecithale) fertige Eizellen.

Der Dotter liegt entweder *diffus* und gleichmäßig in den Lücken des Ooplasmas verteilt, etwa wie die Fetttröpfchen in den Zellen einer Talgdrüse (isolecithale Eizellen), oder er wird vorwiegend an einem Pole der Eizelle derart angehäuft, daß das Ooplasma mit dem Keimbläschen an den entgegengesetzten Pol verdrängt wird, etwa wie der Kern und Plasmarest an einer Fettzelle. Das sind dann Eizellen mit *polständigem Dotter* (telolecithale Eizellen). Bei ihnen kommt es zu einer ausgesprochenen *Polarität* der Eizelle. Man unterscheidet dann den vom Ooplasma mit dem Keimbläschen gebildeten *Keim-* oder *animalen Pol* von dem entgegengesetzten *Dotter-*, *vegetativen* oder *Gegenpol*.

Die beide Pole miteinander verbindende Linie heißt *Eiachse*. Ihre Mitte wird wie ein Globus vom Äquator von dem *Eiäquator* geschnitten.

Als Beispiel kleiner isolecithaler Eizellen kann die fertige Eizelle des Lanzettfischchens (Amphioxus lanceolatus) dienen (Fig. 14). Sie enthält, abgesehen von einer rein plasmatischen Rindenschicht, (Exoplasma) im Ooplasma kleine kugelige Dotterkörnchen. Mehr Dotter enthalten schon die Eizellen der Lurchfische, Schmelzschupper, Neunaugen und Amphibien. Die zahlreichen Dotterelemente sind da namentlich am Dotterpol angehäuft. Die Amphibieneier sind am Keimpol mehr oder weniger schwach pigmentiert (so z. B. die Eier der Frösche und Kröten).

Die fertigen Eizellen der Knochenfische bilden eine Übergangsreihe dotterarmer zu dotterreicheren Formen, und ihre Größe schwankt von Hirsekorn- bis Erbsengröße. Bei geringem Dottergehalte sind sie klar und durchscheinend. Mit Zunahme der Dottermasse werden sie undurchsichtig und mehr oder minder pigmentiert.

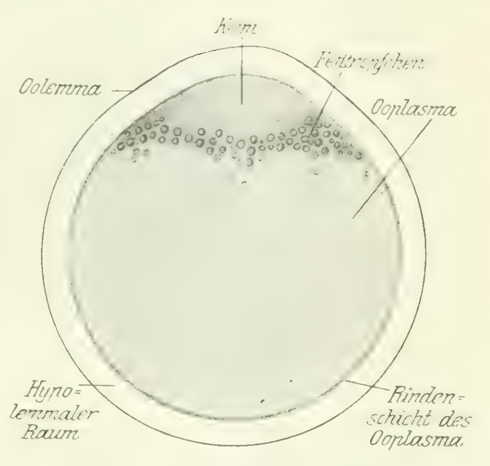


Fig. 4. Ei des Hechtes nach W. His.

An den dotterreichen Formen bildet das Ooplasma am Keimpole eine dotterlose, hügelartige Auftreibung (Fig. 4). Das ist der **Keim**. Er enthält das Keimbläschen (in der Figur nicht zu sehen) und setzt sich in die dünne Exoplasmaschicht fort, welche den Dotter umhüllt. Unter dem Keime sieht man die als „Ölkugeln" bekannten, aber nicht aus reinem Fett bestehenden Tropfen, welche auch zu einer einzigen Ölkugel zusammenfließen können.

Sehr dotterreich sind die großen fertigen Eizellen der Selachier (Rochen und Haie), Reptilien, Vögel sowie die etwa erbsengroßen des Ameisenigels und Schnabeltiers.

Die fertige polylecithale Eizelle dieser Tiere, das bekannte **Gelbei**, wie es seiner mehr oder weniger intensiven gelben Farbe wegen heißt, besteht besonders deutlich bei den Vogeleiern, von denen man den Durchschnitt durch ein hart gekochtes Hühnerei leicht zum Studium benutzen kann, aus konzentrisch um einen flaschenförmigen Kern von weißem Dotter, **die Latebra**, geschichteten Lagen von weißem und gelbem Dotter. Eine dünne Schicht weißen Dotters umhüllt als Rindenschicht die weißen und gelben Dotterlagen. Auf dem erweiterten Halse der Latebra ruht der etwa 2 mm im Durchmesser haltende kreisrunde und bikonvexe **Keim** (vulgär Narbe, Hahnentritt) mit dem **Keimbläschen** (Fig. 5).

Der weiße Dotter besteht aus farblosen, mit stark lichtbrechenden Gebilden durchsetzten Kugeln (Dottercytoide), die man nicht mit leukocytenähnlichen Zellen verwechseln darf. Den gelben Dotter bilden 25—100 μ große kugelige oder durch gegenseitigen Druck abgeflachte sehr hinfällige, äußerst feinkörnige Klümpchen und Schollen.

Die Eizellen erhalten bei den verschiedenen Tieren nach Zahl und Beschaffenheit wechselnde Schutzhüllen; sie sind um die Eizellen oviparer und ovoviviparer Tiere aus den oben erwähnten Gründen besonders gut und widerstandsfähig ausgebildet, bei den Eizellen vivi-

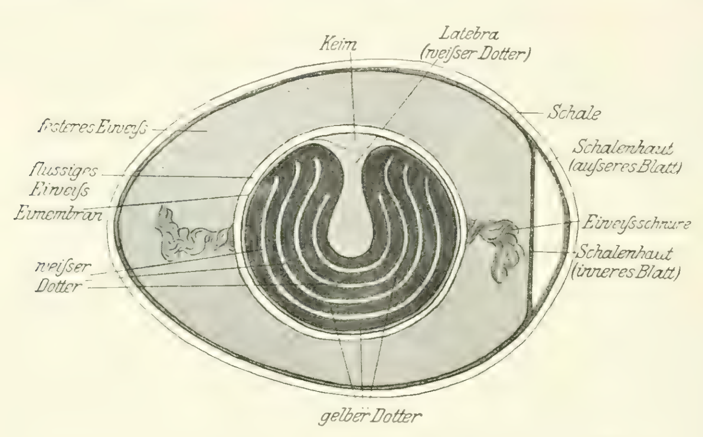


Fig. 5. Senkrechter Schnitt durch das abgelegte unbefruchtete Hühnerei.

parer Tiere dagegen überflüssig geworden und mehr oder weniger rückgebildet, ja sie können nach kurzem Bestande vollkommen schwinden oder werden überhaupt nicht mehr angelegt.

Man unterscheidet primäre, sekundäre und tertiäre Eihüllen.

Als primäre Eihülle darf nur die vom Ooplasma selbst gebildete Eimembran bezeichnet werden.

Eine sekundäre Eihülle, das Oolemma (Zona pellucida, Chorion) wird von dem das Eierstocksei umschließenden Eiepithel geliefert.

Tertiäre Hüllen endlich erhält die aus dem Follickel ausgetretene Eizelle auf dem Wege nach außen als Ausscheidungen der Eileiter- oder Uterusschleimhaut in Gestalt von Gallert- oder Eiweißhüllen oder als Schalenhäute sowie Horn- und Kalkschalen.

III. Allgemeines über die Entwicklung der Geschlechtszellen.

Die Geschlechtszellen der Wirbeltiere entwickeln sich in besonderen Organen, die man als Keimstöcke oder auch als Keimdrüsen, und zwar die männlichen als Spermarium oder Hoden, die weiblichen als Ovarium oder Eierstock bezeichnet.

Über die Art und Weise der ersten Entstehung geben die Kapitel über die Entwicklung der Keimstöcke Aufschluß. Einstweilen mag der Hinweis genügen, daß aus einem Streifen verdickten Peritonäalepithels der Keim- oder Geschlechtsleiste sich bei manchen Tieren schon sehr früh vereinzelte größere Zellen differenzieren, die Keimzellen, Urgeschlechtszellen oder Gonaden.

In der Neuzeit wird immer wahrscheinlicher, daß diese Geschlechtszellen und die sich aus ihnen entwickelnden Samen- oder Eizellen schon von Anfang an eine besondere Art von Zellen sind, die sich schon bei der Furchung des Keimes von den späteren die Gewebe des Körpers bildenden somatischen Zellen absondern und schließlich in das Keimepithel geraten. Von dessen Zellen können wir sie dann eine Zeitlang, bis sie sich wieder von den gewöhnlichen Epithelien sondern, nicht unterscheiden.

Wie die Geschlechtszellen in das Epithel der Geschlechtsleiste gelangen, ist zurzeit vor allem für die Amnioten noch ganz unklar. Wir wissen nur, daß in der Folge die Zellen der Geschlechtsleiste sich in Epithel und in Gonaden sondern, die sich dann aus uns unbekannten Gründen entweder zu Ei- oder zu Samenzellen entwickeln.

IV. Entwicklung der Spermien.

Wird die Anlage des Keimstocks zum Hoden, so wuchern Zellenstränge des Keimepithels mit den Geschlechtszellen in die Hodenanlage ein und wandeln sich zu den samenbereitenden gewundenen Hodenkanälchen um. Die in den Samenkanälchen verlagerten Geschlechtszellen heißen nun Ursamenzellen. Sie unterscheiden sich von den Epithelien der Hodenkanälchen nur durch ihre beträchtlichere Größe, rundliche Form und helleres Plasma. Sie vermehren sich wie das Epithel langsam bis zur Pubertät, überwiegen aber allmählich an Zahl über die Epithelien. Durch rasche und wiederholte Teilung liefern die randständigen Ursamenzellen die Spermatogonien. Diese teilen sich abermals und rücken dabei allmählich von der Kanal-

wand gegen die Kanallichtung vor in die zweite Zellreihe (Fig. 6). Sie heißen nun Spermatocyten und wandeln nun die Hodenepithelien durch Seitendruck zu den Fußzellen um.

Die Spermatocyten I. Ordnung unterliegen im Reifestadium einer zweimaligen Teilung (Reifeteilungen). Die erste Teilung einer Spermatocyte I. Ordnung liefert zwei Präspermatiden (früher Spermatocyten II. Ordnung genannt). Die Teilung dieser beiden Präspermatiden liefert

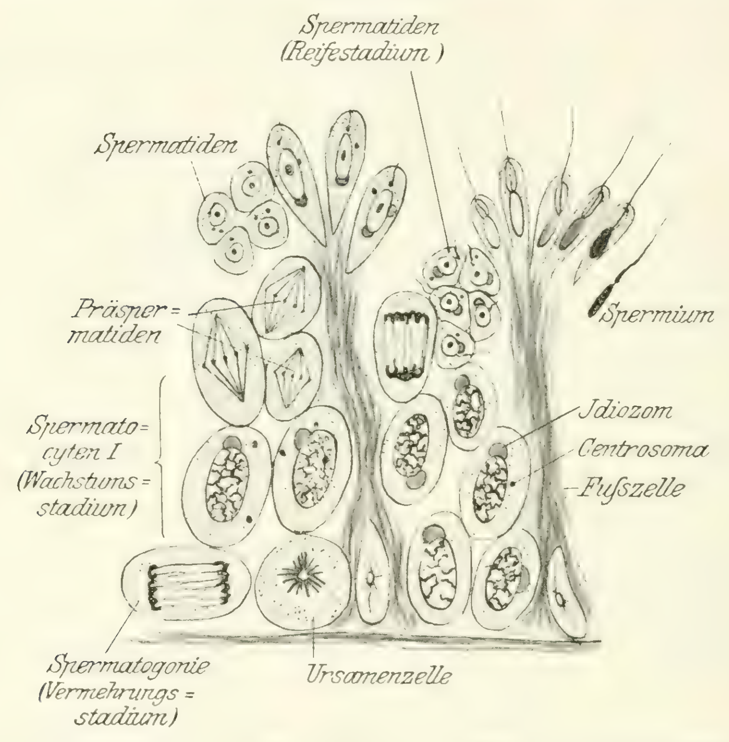


Fig. 6. Schema der Spermiogenese. Schnitt durch die Wand eines Samenkanälchens.

vier Spermatiden. Jede Spermatide wird zu einem Spermium umgeformt.

In der Bildungsgeschichte der Spermien unterscheidet man somit:

1. das Stadium der Ursamenzelle,
2. das Vermehrungsstadium oder die Bildung der Spermatogonien und Spermatocyten,
3. das Wachstumsstadium oder das Stadium der Spermatocyten (I. Ordnung),
4. das Reifestadium oder das Stadium der Präspermatiden und Spermatiden (Spermatocyte II. Ordnung).

Bei den meisten Wirbeltieren finden sich diese Entwicklungsstadien in bestimmten aufeinanderfolgenden Strecken eines Samenkanälchens. Im menschlichen

Hoden findet man sie regellos nebeneinander, und die Feststellung der Zahl der oben angegebenen, zurzeit nach Erfahrungen bei niederen Tieren angenommenen Teilungen dürfte bei höheren Wirbeltieren überhaupt schwer festzustellen sein.

Jede der vier durch die Teilung der Präspermatiden gelieferten Spermatiden enthält nur die Hälfte der für die Körperzellen desselben Individuums typischen Chromosomenzahl.

Über die Art und Weise, wie und wann diese Reduktion der Chromosomenzahl in den Samenzellen sich vollzieht, ist eine Einigung noch nicht erzielt. Im allgemeinen wird eine Äquations- und eine Reduktionsteilung unterschieden. Die Äquationsteilung erfolgt wie bei der gewöhnlichen Mitose durch Längsspaltung der Chromosomen, und jede auf diese Weise gelieferte Präspermatide enthält also so viel Chromosomen wie eine Körperzelle, z. B. beim Feuersalamander, bei dem wegen der Größe seiner Kerne und seiner Chromosomen eine sichere Zählung möglich ist, 24. Bei der Teilung der beiden Präspermatiden aber bleibt die Längsteilung der Chromosomen aus, und die durch diese Teilung gelieferten 4 Spermatiden enthalten nur je 12 Chromosomen, also nur halb so viel wie die Körperzellen des gefleckten Salamanders. Daher heißt diese Teilung Reduktionsteilung. Ihre Bedeutung wird bei der Befruchtung erörtert werden. Im einzelnen gestaltet sich der Reduktionsvorgang bei den darauf untersuchten Tieren sehr kompliziert und variabel und zeigt, daß das angenommene „Gesetz" zum mindesten durch sehr zahlreiche Ausnahmen durchbrochen wird.

Die durch die Reifeteilungen gelieferten, oft in Bündeln zusammenliegenden Spermatiden sind kleiner als die Präspermatiden und liegen, wahrscheinlich zum Zwecke der Ernährung (Kopulation), in den mit ihren Fortsätzen zu einem Syncytium verbundenen Fußzellen. Schließlich lösen sie sich von den Fußzellen ab und gelangen durch die ausführenden Samenwege (Tubuli recti, Rete testis, Nebenhoden, Ductus deferens) in die Ampullen der Samenleiter und in die Samenblasen. Die Umbildung der Spermatiden in die Spermien vollzieht sich beim Menschen und bei den Wirbeltieren im wesentlichen nach dem gleichen Prinzip.

Wir erinnern uns, daß jede Zelle, abgesehen vom Kern und Plasma, den bei der Kern- und Zellteilung so wichtigen Sphärenapparat besitzt. Wie in jeder somatischen Zelle, so besteht auch der Sphärenapparat in den Geschlechtszellen aus dem Zentralkorn, Centriol, sowie dem Centrosoma und der Sphäre. An dieser unterscheidet man eine das Centrosoma umgebende kapselartige helle Zone und die Strahlung mit der Zwischensubstanz.

Die Kapsel, Strahlung und Zwischensubstanz faßt man an den Geschlechtszellen auch als Idiozoma (ἴδιος = eigen, ζῶμα = Gürtel) zusammen (Fig. 7 *B*).

Alle diese Zellorgane sind nun auch an den Spermien, wenn auch z. T. in wesentlicher Umbildung, nachweisbar.

Das Chromatingerüst und die Kernsubstanzen des Spermatidenkernes verdichten sich und erscheinen vollkommen homogen. Gleichzeitig nimmt der Kern unter Abnahme seines Gesamtvolumens eine mehr oder minder ovale oder längliche Form an, tritt mehr und mehr aus der Zelle heraus und wird zum Kopf des Spermiums.

In dem Plasma der Spermatiden kann man zwei ganz oberflächlich gelegene Centriolen nachweisen. Aus dem der Oberfläche näher gelegenen distalen wächst ein feines Fädchen aus und bildet die erste Anlage des Schwanzfadens. Das kernwärts gelegene proximale Centriol ändert seine Form und Lage. Es wird stäbchenförmig, rückt dem Kerne immer näher und verbindet sich mit ihm. Beim Menschen sendet ihm der Kern einen feinen Fortsatz entgegen und zieht es an den

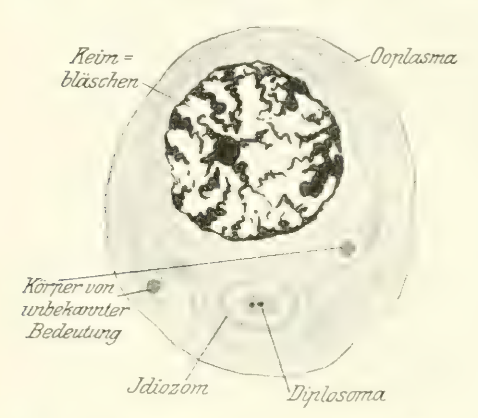


Fig. 7A. Spermatocyt I. Ordnung nach Mewes. In dem großen Kerne ein zackiges Chromatingerüst. Rechts vom Kern liegt die Sphäre mit zwei hantelförmigen Diplosomen.

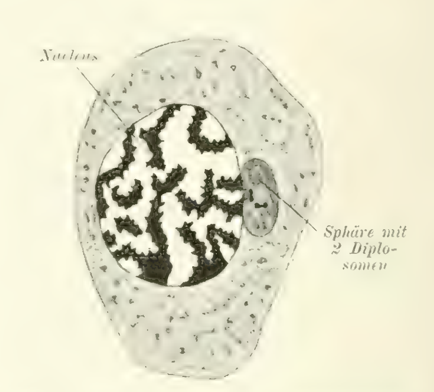


Fig. 7B. Oocyte eines Meerschweinchens nach Gurwitsch.

Kern heran. Allmählich wird das distale Centrosom kegelförmig und zerfällt in ein proximales Knöpfchen und einen distalen Ring. Dieser gleitet am Schwanzfaden entlang bis zur Zellperipherie zum hinteren Ende des späteren Verbindungsstückes, wo er als durchlochte Schlußscheibe oder Schlußring liegen bleibt (Fig. 2).

Der proximale Teil des ursprünglich distalen Centriols wird zum hinteren Halsknötchen. Das vordere und hintere „Halsknötchen" sind somit Abkömmlinge des Sphärenapparates der Spermatocyte, und können als der mit einem Diplosoma ausgestattete Sphärenapparat der Spermatide aufgefaßt und kurzweg als Spermiozentrum bezeichnet werden. Beide Halsknötchen sind durch Zwischenmaße voneinander getrennt, hängen aber häufig durch Zwischenfäden zusammen.

Aus dem Plasma der Spermatide gehen die Hüllen des Halses, des Verbindungsstückes und des Schwanzes sowie die Spiralhülle hervor.

Das Perforatorium wird von den Bestandteilen der Sphäre gebildet. Spiralfaden und Spiralhülle entstehen aus der Mitochondria. Unter Mitochondria versteht man eigentümliche, aus feinen färbbaren Körnchen bestehende Fäden im Plasma.

Es enthält also auch jedes Spermium die in den Körperzellen bekannten wichtigen Zellorgane. Diese

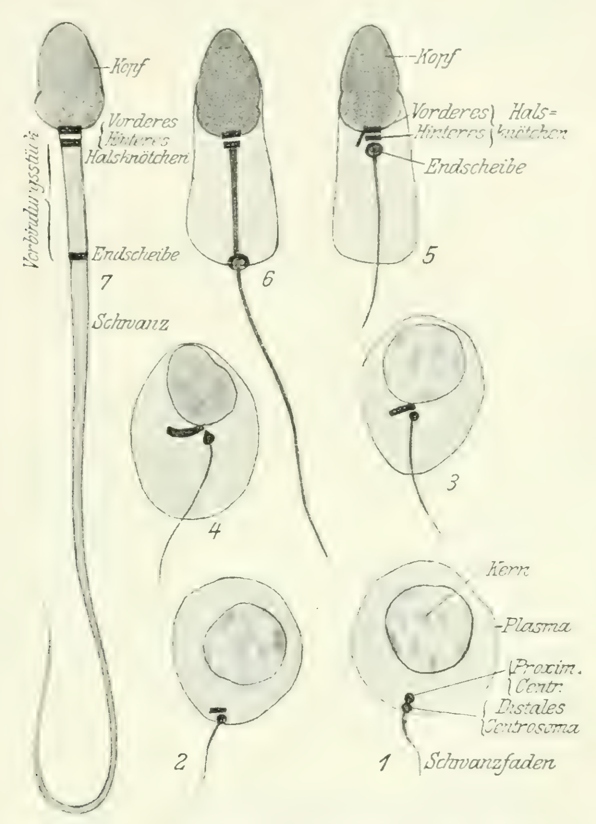


Fig. 8. 1—7 Umwandlung einer Spermatide des Menschen in das Spermium. Schematisch nach Meves.

Tatsache ist von größter Bedeutung für eine richtige Auffassung ihrer Rolle bei der Befruchtung.

Auf dem langen Wege nach außen und z. T. auch noch nach der Begattung in den weiblichen Geschlechtsorganen durchlaufen die Spermien gewisse Reifezustände. Sie verlieren ihre plasmatischen Anhänge und trennen sich, soweit sie zu Gruppen oder Bündeln vereinigt waren, unter zunehmender Beweglichkeit voneinander.

Fehlen die Spermien im Sperma, so spricht man von Aspermie. Das Fehlen des ganzen Ejakulates nennt man dagegen Aspermatismus. Aspermie und Aspermatismus bilden Gründe für die männliche Zeugungsunfähigkeit. Bei

der höchst komplizierten Bildungsweise der Spermien sind auch abnorme Formen, Teratospermien (Doppelköpfe mit einem Schwanz, Doppelschwänze und verkrüppelte Spermien) nicht gerade selten und bedingen möglicherweise Anomalien in der Befruchtung.

Die Spermiogenese kann bei dem Menschen bis ins hohe Alter andauern. Bei wildlebenden Tieren treten zwischen den Brunstperioden Ruhepausen mit Rückbildung der Fuß- und Geschlechtszellen und wohl auch der schon ausgebildeten Spermien ein. Bei geschlechtsreifen domestizierten Tieren und gesunden geschlechtsfähigen Menschen findet man immer Samenbildung.

V. Entwicklung der Eizellen.

Aus der Keim- oder Geschlechtsleiste (Fig. 100) entwickelt sich ein Ovarium dadurch, daß das Keimepithel wie bei der Hodenanlage mitsamt den Urgeschlechtszellen in das Bindegewebe der Geschlechtsleiste in Form epithelialer Stränge, der Eistränge, einwächst, welche dann in Follikel zerlegt werden. (Siehe Entwicklung des Ovariums und Fig. 13.)

Die in den Eisträngen gelegenen kugelförmigen Ureier durchlaufen nun wie die Ursamenzellen die Stadien der Vermehrung und des Wachstums. Die durch Teilung der Ureier gelieferten jungen Eizellen heißen Oogonien und mit dem Eintritt in die Wachstumszone Oocyten. Diese vermehren sich nicht weiter durch Teilung, sondern wachsen langsam, während sie von ihren primären und sekundären Hüllen umgeben werden, zu fertigen Eizellen von einer für die Spezies bestimmten Größe mit bestimmter Dottermenge heran.

Während der Reifeperiode werden dann die Polzellen oder Polocyten gebildet und abgeschnürt. Die Abschnürung der Polocyten kennzeichnet die „Vollreife" der Eizelle, und erst nachdem sie abgeschnürt sind, nennt man die Eizelle ein Reifei oder Ovium.

Die Ureizellen sind meist von kugeliger Gestalt und bedeutenderer Größe als die mit ihnen in das Ovarium eingestülpten Keimepithelien und enthalten im hellen Plasma einen zentralen relativ großen bläschenförmigen Kern mit Kernkörperchen. Vor der Zerschnürung der Eistränge in die Primärfollikel vermehren sich die Ureier durch Teilung und liefern so die Oocyten. Wie oft das bei den einzelnen Wirbeltieren geschieht, läßt sich wohl kaum mit genügender Sicherheit feststellen (Vermehrungsperiode). Die durch diese Teilungen gelieferten, in Primärfollikeln gelegenen Oocyten treten nun bei gleichzeitiger Größenzunahme der Follikel in die Wachstumsperiode ein. Sie beginnt bei dem Menschen und bei den Säugetieren schon im Embryonalleben und dauert bis zum Eintritt der Geschlechtsreife oder Pubertät.

VI. Bildung der Eihüllen.

Die Eizellen mancher Knochenfische und Amphibien besitzen eine Eimembran. Nach außen von dieser werden sie von dem Oolemma umschlossen, und auf ihrem Wege durch die Eileiter und den Uterus erhalten sie noch eine Gallerthülle.

Bei den Eizellen der Reptilien, Vögel und Monotremen tritt an Stelle der Gallerthülle eine wechselnde Menge von Eiweiß; dazu kommt

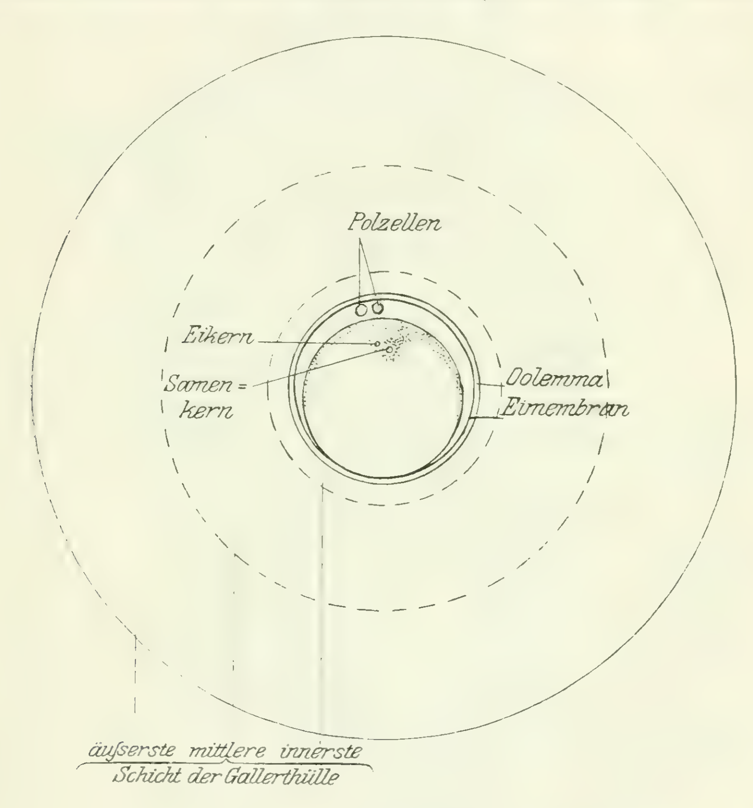


Fig. 9. Froschei in der Befruchtung nach O. Schultze.

dann noch die Schalenhaut und die Kalkschale (Fig. 9). Die im Prinzip nach Art und Ort gleiche Bildung dieser Hüllen studiert man am besten bei einem legenden Huhn.

Das rechtsseitige Ovarium und die zugehörigen Ausführungswege sind bei den Vögeln rudimentär oder fehlen gänzlich. Es besteht nur das linke Ovarium mit Eileiter und mit dem in die Kloake mündenden Uterus. Nur in wenigen Ausnahmen findet das Gegenteil statt, und es bestehen dann nur die rechtsseitigen inneren Geschlechtsorgane.

Das aus den Follikeln des traubenförmigen Ovariums in die Ampulle des Eileiters ausgetretene „Gelbei“ wird in etwa 6—8 Stunden durch die Peristaltik des Eileiters in den Uterus rotiert. Dabei wird es von einer durch die Eileiterdrüsen gelieferten Eiweißschicht umhüllt, die sich durch die rotierende Bewegung des Eies nach oben

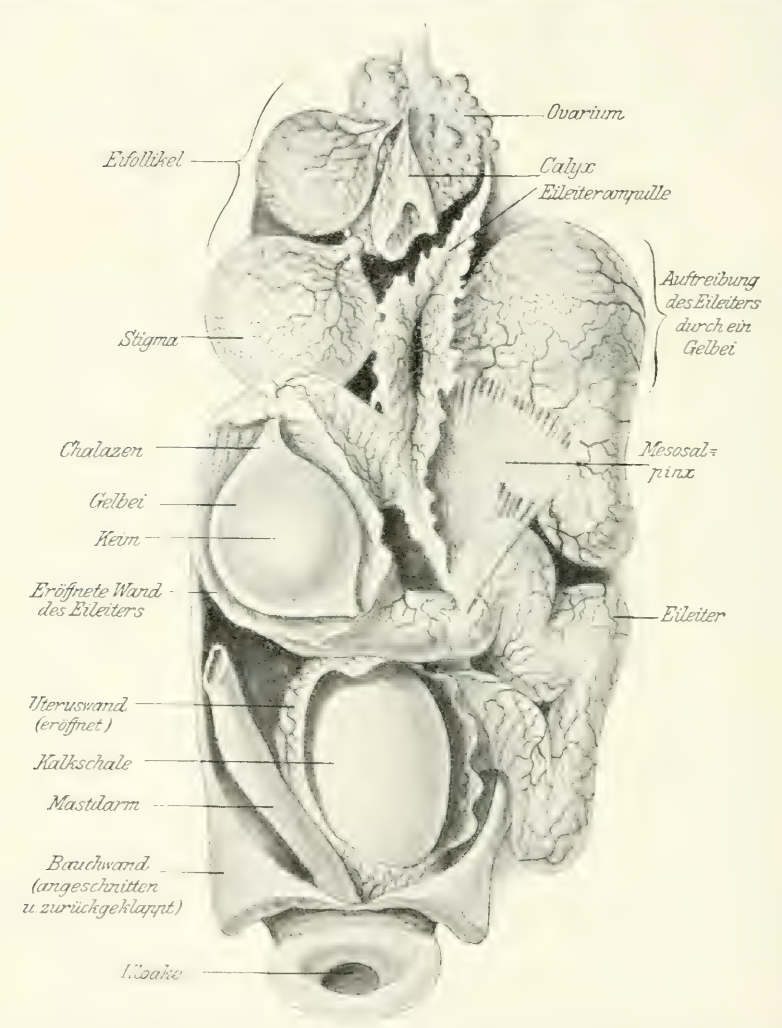


Fig. 10. Eierstock, Eileiter und Uterus eines legenden Huhnes, zwei Drittel der natürl. Größe, mit Zugrundelegung einer Figur von Duval.

und unten in korkzieherartig gewundene Eiweißschnüre oder die „Chalacen“ ausziehen ($\chi\acute{\alpha}\lambda\alpha\zeta\alpha$ = Hagelkorn; wegen ihres an schmelzende Hagelkörner erinnernden Aussehens so genannt). So wird das Gelbei auf seinem Wege durch den Eileiter zunächst von einer dünnflüssigen und weiter peripher von derberen Eiweißschichten umhüllt.

Im Uterus oder Eihälter verweilt das Ei etwa 12—24 Stunden. Dort wird die schon im unteren Eileiterabschnitt gebildete lederartige Schalenhaut mit Kalksalzen imprägniert und dadurch die mannigfach gefärbte Kalkschale gebildet. Die Kalkschale ist von einer großen Menge feiner, radiär angeordneter Kanälchen durchsetzt und von der glatten unvollkommen verkalkten Cuticula überzogen.

Auf der Höhe der Legeperiode können bei gutgenährten Hühnern gleichzeitig mehrere Eier, zwei in der Tube und eines im Eihälter, vorhanden sein, wie in Fig. 10. Ja es können sogar zwei nahe neben-

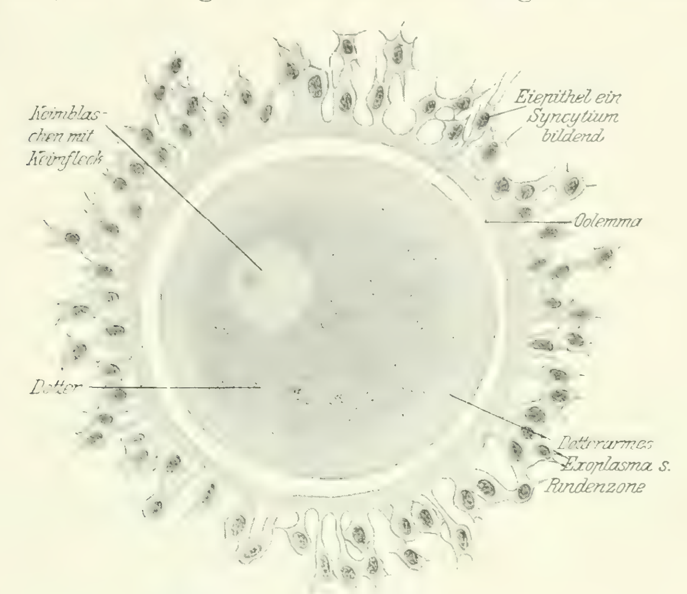


Fig. 11. Ausgewachsene Oocyte vom Menschen, frisch aus dem Eierstock entnommen nach Waldeyer.

einander liegende Gelbeier in einem Eiweißmantel und einer Schale eingeschlossen werden. Auch taube, nur aus Eiweiß und Schale bestehende Eier kennt man. In die Kloake oder von dem Mastdarm aus in den Eileiter gelangte Parasiten oder deren Eier sowie Insektenbeine und andere Einschlüsse können samt dem Eiweiß nachträglich von der Kalkschale umhülst werden.

An den im Wasser abgelegten Eiern der Fische und Amphibien (Fig. 9) bilden die Gallertmassen sehr elastische Schutzhüllen, die entweder zusammenhängend die Gesamtmasse der abgelaichten Eier in Schnur- oder Klumpenform zum Laich verbinden oder wie die Fäden der Hornschalen bei den Selachiern als Befestigungsmittel einzelner Eier oder ganzer Eiklumpen an Wasserpflanzen und Steinen dienen.

In dem wasserreichen Eiweiß liegt das Gelbei der Reptilien, Vögel und ovoviviparen Säuger wie in einem weichen, feuchten Kissen ver-

packt, vor Vertrocknung und Erschütterung geschützt. Dabei halten die Eiweißschnüre wie eine Art Puffer das Gelbei stets in gleicher Entfernung von beiden Polen der Schale, während es in der dünnflüssigen innersten Eiweißschicht schwimmt und dieselbe volle Beweglichkeit besitzt wie das Amphibienei in seiner Gallerthülle oder das Fischei in dem durch seine Kapsel eingedrungenen Wasser.

In beiden Medien drehen sich die sich selbst überlassenen Eizellen mit dem spezifisch leichteren Keimpol nach oben, mit dem schwereren

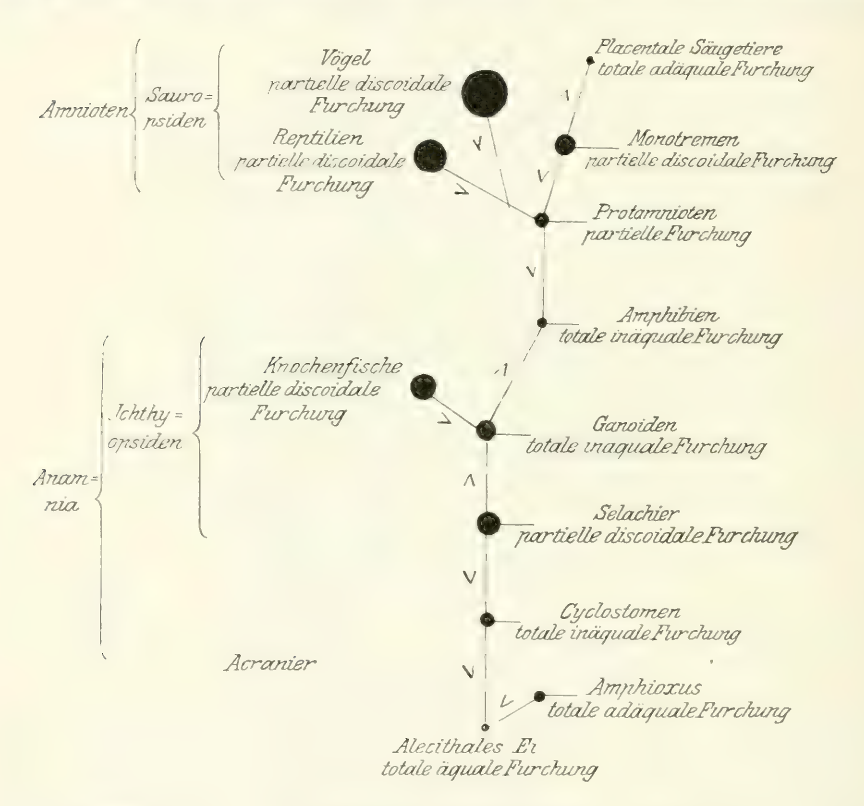


Fig. 12. Schema der Dotter-Zu- und -Abnahme der Wirbeltiereizellen, etwas modifiziert nach C. Rabl. Man beginne das Studium von unten.

Dotterpol nach unten. Dadurch werden die Keimpole dem Lichte und der Sonnenwärme oder der brütenden Mutter zugekehrt.

Die Porenkanälchen der Kalkschalen der Vogeleier dienen als Ventilationsöffnungen, durch welche Luft, namentlich zwischen die beiden Lamellen der Schalenhaut, in die Luftkammer am stumpfen Eipol eindringt und so ein Luftreservoir für den sich entwickelnden Embryo bildet. Die im Wasser quellbare, in die Porenkanälchen eindringende Cuticula hindert das Eindringen von Wasser, Schimmel- und Spaltpilzen bis zu einem gewissen Grade. Die Befruchtung findet natürlich vor der Abscheidung des Eiweißes, der Schalenhäute und der Kalkschale im obersten Eileiterabschnitt statt.

Wie die Vogeleier verhalten sich die im wesentlichen schon ziemlich kleinen Eier der ovoviviparen Säugetiere (Ameisenigel und Schnabeltier). Das Gelbei des Schnabeltiers hat einen Durchmesser von etwa 15 mm. Das Ei des Ameisenigels besitzt eine Horn-, das des Schnabeltieres eine Kalkschale. Die noch kleineren Eizellen der Beuteltiere bilden nach Dottergehalt den Übergang zu den dotterärmeren und kleinen Oocyten der placentalen Säugetiere und des Menschen. Meist liegt das etwas exzentrische Keimbläschen der Reife naher Oocyten in einer Menge ganz dotterfreien oder wenigstens dotterarmen Ooplasmas.

Von tertiären Eihüllen bestehen bei placentalen Säugern nur noch Andeutungen in Gestalt wechselnd dicker und vergänglicher, im Eileiter oder Uterus abgesonderter Gallerthüllen (Beuteltiere, Maulwurf, Pferd, Hund, Kaninchen, Katze).

Die Art und Weise, wie die Eier der verschiedenen Wirbeltiere Dotter aufspeichern und wieder verlieren, ist aus Fig. 12 ersichtlich.

Maße einiger (der Reife naher) Oocyten im Ovar:

Oocyten der Knochenfische: mohnkorn- bis erbsengroß,
des Frosches: 1,5—2 mm,
des Wassermolchs: 1,6—2 mm,
des Feuersalamanders: 3,5—4 mm.

Gelbei des Huhnes: je nach Rasse im Durchschnitt Ein- bis Zweimarkstück groß,
der Ente: je nach Rasse im Durchschnitt mindestens talergroß,
des Straußes: ca. 15 cm,
des Schnabeltiers: 75 mm,
des Ameisenigels: 3—4 mm.

Oocyte	ohne Oolemma	
der Maus	ohne Oolemma:	0,9—0,12 mm,
des Kaninchens	„ „	0,18—0,20 mm,
der Hündin	„ „	0,18 mm,
der Katze	„ „	0,12—0,15 mm,
des Schafes	„ „	0,12—0,35 mm,
der Kuh	„ „	0,10—0,15 mm,
der Ziege	„ „	0,14—0,16 mm,
des Menschen	„ „	0,22—0,30 mm, Oolemma dick 7—11 μ, Keimbläschen 30—45 μ.

VII. Eireife und Befruchtung.

1. Brunst und Ovulation.

Parallel der Eireife führt die Follikelreife zur Ausstoßung der Eizelle aus dem Follikel.

Gepaart sind diese wichtigen Vorgänge mit anatomischen Veränderungen im weiblichen Geschlechtsapparat, welche durch Erregung des Geschlechtstriebes zur Begattung drängen, und gleichzeitig bei Viviparen die Uterusschleimhaut zur Aufnahme und Ernährung des befruchteten Eies vorbereiten.

Unter Ovulation versteht man den Austritt einer (unipare Tiere) oder mehrerer Eizellen (multipare Tiere) aus geplatzten Follikeln. Da der Austritt mehrerer Eizellen, welche zusammen eine Eiserie bilden, nicht gleichzeitig, sondern nacheinander in kürzeren oder längeren Zeiträumen erfolgt, so spricht man in diesem Falle von einer Ovulationsperiode.

Vor und während der Ovulation treten die anatomischen Veränderungen der Brunst auf. Da sie bei stattgehabter Befruchtung der Eizelle sich direkt in die anatomischen Veränderungen des schwangeren Uterus fortsetzen und in innigster Beziehung zur Ernährung der Frucht stehen, werden sie in dem Kapitel über die Decidua abgehandelt werden. Hier sei nur bemerkt, daß auch die in der Regel in 28tägigen Zwischenräumen auftretende Menstruation des geschlechtsreifen menschlichen Weibes einer tierischen Brunstperiode entspricht, sofern während der Menstruation Ovulation, und nach dieser erhöhter Geschlechtstrieb eintritt. Während aber bei den wild lebenden Tieren stets Brunst und Ovulation zusammenfallen, kann, neueren Angaben nach, bei dem menschlichen Weibe ausnahmsweise Ovulation unabhängig von einer Menstruation eintreten.

Mit dem Aufhören der Ovulation des menschlichen Weibes gegen Ende der vierziger Jahre sistiert auch die Menstruation, und die Weiber treten in das Klimakterium, d. h. sie werden steril, unfruchtbar. Ebenso verliert sich bei alten Tieren mit der Ovulation die Brunst, sie werden „gelt".

Im reifen Follikel, der bei den Säugetieren, mit Ausnahme der ovoviviparen Monotremen, stets ein Folliculus vesiculosus ist, lockert sich der Zusammenhang des Cumulus ovigerus mit der Epitheltapete des Follikels. Der Cumulus hängt mit ihr nur noch durch einzelne Zellstränge, die Retinacula, zusammen. Schließlich lösen sich auch diese.

Die Ovulation vollzieht sich durch Platzen der Theca folliculi. Sie reißt, durch den Liquor folliculi gedehnt und durch die starke

Füllung ihrer Blutgefäße durchsaftet, an einer gefäßlosen Stelle, der Narbe oder dem Stigma, ein, und die mit dem Liquor folliculi entleerte Eizelle wird nun von der Ampulle des Eileiters aufgenommen.

Das Eiepithel ist schon einige Zeit vor der Ovulation gequollen und zu mehr oder weniger langen Spindeln ausgezogen. Seine Zellen umgeben wie ein Strahlenmantel die austretende Eizelle und werden nun Corona radiata genannt.

Bei den Fischen und Amphibien treten die Eier aus den geplatzten

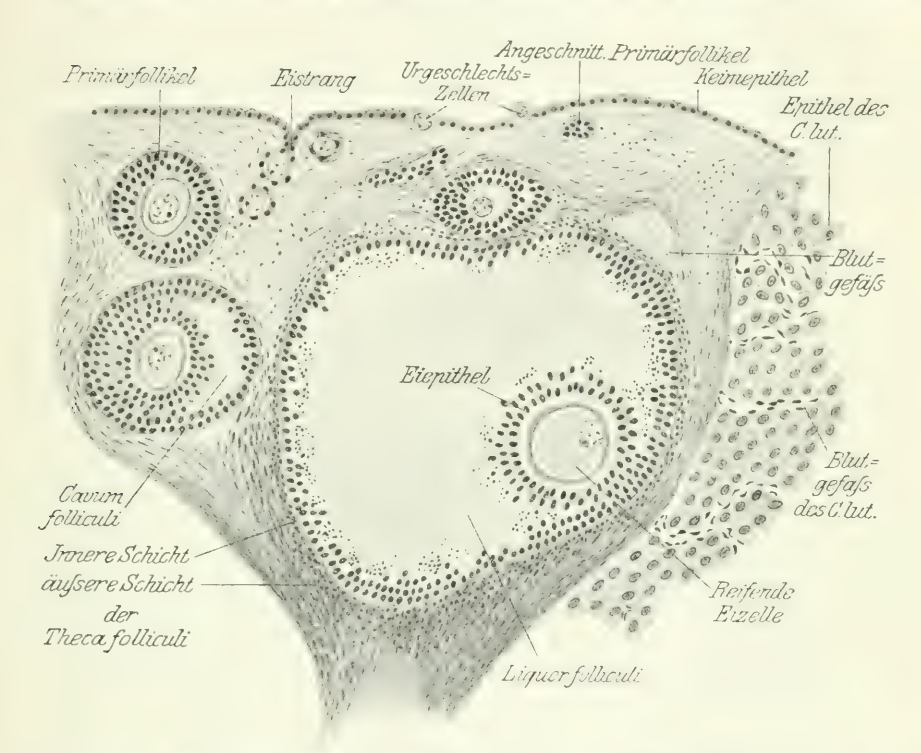


Fig. 13. Keimepithel, Urgeschlechtszelle, Eistränge, Primordial- und Blasenfollikel von der Hündin. Vergr. 300 : 1.

Follikeln in die Bauchhöhle und gelangen dann entweder durch die Genitalpori nach außen oder durch die Eileiterampulle in die Eileiter und werden dann durch diese nach außen entleert.

Bei den Vögeln umfaßt die Ampulle einen dem Platzen nahen, nur aus Theca und Epithel bestehenden Follikel oder stülpt sich über den ganzen Eierstock, wie das auch bei dem Menschen und von mir bei den Wiederkäuern beobachtet wurde. Bei Säugetieren, deren Eierstöcke in einer Bauchfelltasche (Ovarialtasche) liegen, schiebt sich die Eileiterampulle über die Spalte dieser Tasche (Pferd, Schwein, Fleischfresser).

Abgesehen von dieser durch die Muskulatur der Eileiterampulle

ermöglichten Beweglichkeit ist für die Überführung der kleinen Säugetiereier der uteruswärts gerichtete Wimperstrom des Flimmerepithels der Fimbria ovarica und des Eileiters von Bedeutung, sofern er die im Liquor schwimmende Eizelle in den Eileiter hereinspült. Sehr wahrscheinlich begünstigen aber auch noch peristaltische Bewegungen des Eileiters die Ansaugung der Eier und ihre Weiterbewegung in der Tube.

2. Corpus luteum.

Die Berstung des Follikels wird von einer beträchtlichen (Mensch, Pferd, Schwein, Kuh) oder nur geringen Blutung (Nager, Raubtiere, kleine Wiederkäuer) in die leere Follikelhöhle begleitet.

Bei Vögeln und Reptilien heißen die zerrissenen, leeren, gestielten und gefalteten Follikel Calices (Fig. 10).

Unmittelbar nach der Eröffnung des Follikels, ja mitunter schon vorher, beginnt die Bildung einer wechselnd pigmentierten, den Substanzverlust deckenden Epithelwucherung, welche zur Bildung des gelben Körpers oder des Corpus luteum führt.

Die Bildung des Corpus luteum ist in lückenloser Weise nur von Tieren, von den Menschen aber nur ungenügend in vereinzelten Stadien bekannt.

Das Epithel am Grunde des Follikels schichtet sich durch mitotische Teilung. Die Follikelepithelien wachsen etwa bis zum Zehnfachen ihrer ursprünglichen Größe heran. Diese verdickte Epithelwand umgibt dann den aus Blutgerinnseln, Blutplasma und zerfallenden Zellen bestehenden „Kern des Corpus luteum" und schließt früher oder später auch die meist etwas gewulstete Rißstelle. Mitunter besteht bei dem menschlichen Weibe und bei Säugetieren eine zentrale mit Flüssigkeit erfüllte Höhle noch lange nach dem Verschlusse der Rißstelle.

Von der inneren Thecaschicht wachsen dann feine radiäre Bindegewebszüge und Kapillaren in die Epithelmasse des gelben Körpers ein und vaskularisieren ihn. Gefäße und Bindegewebe nehmen in der Folge oft bis zum mehr oder weniger vollständigen Verbrauch der Tunica interna der Theca folliculi zu.

In den Epithelzellen des gelben Körpers, mitunter aber auch in den Bindegewebszellen der inneren Thecaschicht treten nun kleine Vakuolen (Sekret?), Fett- und gelbe Farbstoffkörnchen (Lutein) auf. Die Epithelzellen werden zu Luteinzellen. Das ganze Gebilde erscheint nun mehr oder weniger intensiv gelb (daher der Name „gelber" Körper) oder durch Beimengung von Hämatoidinkristallen (Kuh) orangegelb oder ziegelrot gefärbt.

Bei Nagern und Fleischfressern tritt die gelbe Farbe bedeutend zurück, auch findet man bei manchen Tieren mehr graurötliche oder fleischfarbige Formen (Kaninchen, Schaf). Gleichzeitig mit diesen

Vorgängen wächst der gelbe Körper und kann bei dem menschlichen Weibe und der Stute bis walnußgroß, bei der Kuh bis haselnußgroß und darüber werden und beträchtlich über die Oberfläche des Ovars hervorquellen.

Wird das ausgetretene Ei nicht befruchtet, so bildet sich der gelbe Körper des menschlichen Weibes durch die bald wieder eintretende und die nächste Menstruation einleitende starke Blutfüllung des Ovariums sowie durch den dadurch bedingten regeren Stoffwechsel meist rasch zurück: Corpus luteum menstruationis. Bei eingetretener Befruchtung dagegen wird die Blutmasse in dem Generationsapparat während der Schwangerschaft in den Uterus und die Scheide geworfen, die Ovarien werden blutarm, wie ich das an Schafen und Hündinnen regelmäßig feststellen konnte, und die Rückbildung des gelben Körpers zur Narbe verzögert sich oft bis zur Geburt: Corpus luteum graviditatis.

Die alten Bezeichnungen „Corpus luteum spurium“ für das C. lut. menstruationis und „Corpus luteum verum“ für C. lut. graviditatis sind aufzugeben, denn jedem Follikelsprung folgt die Ausbildung eines gelben Körpers, mag die Eizelle befruchtet werden oder nicht. Beide gelbe Körper sind vollkommen gleich gebaut und unterscheiden sich nur durch die kürzere oder längere Zeit ihres Bestehens. Bei kleinen häufig werfenden Tieren sind beide Formen der gelben Körper nicht einmal durch die verschiedene Dauer ihres Bestehens zu unterscheiden.

Schließlich schrumpft der gelbe Körper und bildet eine aus verkleinerten Luteinzellen und derbem Bindegewebe bestehende gefäßarme oder bei völliger Rückbildung gefäßlose Narbe. Sie kann weiß sein (Corpus candicans) oder schieferfarbig grau bis schwärzlich (Corpus nigrescens). Auch intensiv rote Narben (Corpus rubescens) kennt man in den Ovarien bei Tieren (namentlich bei der Kuh).

Die Ovulation erfolgt unabhängig von der Begattung, denn man findet auch bei in Einzelhaft gehaltenen Tieren geplatzte Follikel und ausgetretene Eizellen.

Es ist wahrscheinlich, daß die bei der Begattung an der glatten Muskulatur der inneren Generationsorgane, namentlich an den in das Ovarium aus den Mesometrien einstrahlenden Muskelfasern, sich abspielenden reflektorischen Kontraktionen den Follikelsprung begünstigen können. Denn man kann durch Zulassung der Begattung die Dauer der Brunst abkürzen (Katze), während sie ohne Begattung viel länger anhält.

Die Bedeutung der Corpora lutea ist nichts weniger als klar. Nach einer neuesten Meinung soll das in dem Corpus luteum gebildete Sekret durch dessen Kapillaren dem Körper des Muttertieres zugeführt werden, und durch diese „innere Sekretion“ soll die Festsetzung der befruchteten Eier im Uterus begünstigt werden.

Nur ein kleiner Teil der im Ovarium des Menschen und der Säugetiere vorhandenen Eizellen reift vollkommen aus und wird durch Ovulation aus den Eierstöcken entleert. Ein viel größerer Teil geht, ohne befruchtet zu werden, zugrunde.

Nach einer neueren Schätzung beträgt die Zahl der im Ovarium eines 17jährigen Mädchens vorhandenen Follikel etwa 17600, also in beiden Ovarien etwa 35000.

Rechnet man die Dauer der Geschlechtstätigkeit vom 15.—45. Jahre, so würde ein weibliches Individuum (mit Abrechnung aller Störungen in der regelmäßigen Geschlechtstätigkeit durch Erkrankungen) in 30 Jahren — die Ovulationsperioden rund zu 30 Tagen angenommen — etwa 360 Eier durch Ovulation ausstoßen. Eventuelle Ausstoßungen von zwei oder mehr Eiern aus einem oder mehreren Follikeln sind dabei nicht berücksichtigt.

Rechnet man weiter dazwischen im Mittel etwa fünf normale Schwangerschaften ohne Rücksicht auf die Möglichkeit mehrfacher Fehlgeburten, so würden $5 \times 10 = 50$ Monate und damit 50 Eier von der Gesamtsumme von 360 Eiern abgehen. Längere Unterbrechungen in der Ovulation durch die Säugeperioden sind ebenfalls unberücksichtigt. Es blieben also, wenn wir die $360 - 50 = 310$ oder rund 300 Eier, welche entleert werden, von den 35000 Eianlagen in beiden Ovarien abziehen, noch etwa 34700 Eianlagen übrig. Was wird aus ihnen?

Schon nach der Geburt tritt eine bedeutende Rückbildung der Follikel und ein Zerfall der in ihnen enthaltenen Eizellen ein und dauert während des ganzen Lebens an. Diese Rückbildungen beginnen entweder schon an den Primordialfollikeln oder erst an den Blasenfollikeln. Im ersten Falle degeneriert meist zuerst die Eizelle, und dann folgt das Follikelepithel. Im zweiten Falle leitet sich die Degeneration an den Zellen des Cumulus ovigerus und des Follikelepithels ein. Das Chromatin des Kernes ballt sich zusammen, und Kern und Zellkörper gehen zugrunde. Der ganze Vorgang wird als Chromatolyse bezeichnet. Der Eileib degeneriert und wird schließlich meist durch Wanderzellen, welche durch das mehr oder minder gefaltete, am längsten erhaltene Oolemma einwandern, zerstört. Oft findet man, besonders schön bei der Hündin, ganze Haufen kugeliger, gelblich pigmentierter Wanderzellen innerhalb des Oolemmas. In anderen Fällen bilden die Wanderzellen im Oolemma mehr oder minder deutliche Netze. Wie die Eizellen, so wird schließlich der ganze Follikelinhalt aufgelöst. Gleichzeitig kann sich die Tunica interna verdicken, und es tritt dann eine helle undurchsichtige „Glashaut“ von beträchtlicher Dicke auf. Die vielfach gefaltete Follikelwand umhüllt dann außer dieser auch noch einen mitunter gelblich pigmentierten zelligen Kern, in dem noch die abgestorbene Eizelle liegen kann.

Schließlich wird das Ganze in ein bindegewebiges Corpus fibrosum atreticum, in eine Art Narbe umgewandelt.

Noch viel reichlicher als bei den Säugetieren und bei dem Menschen ist die Ausstattung niederer Wirbeltiere, namentlich der Fische, mit Eiern. Hier werden oft in einer einzigen Laichperiode mehrere hunderttausend Eier (so z. B. beim Karpfen 330000) abgelegt. Mit der zunehmenden Sicherung der Befruchtung und Brutpflege nimmt die Zahl der Eier, je höher wir in der Wirbeltierreihe nach oben gehen, ab. Aber bei allen Wirbeltieren geht ein großer Prozentsatz nicht ovulierter Eier im Ovarium zugrunde, und es scheint, als ob nur die besternährten und lebensfähigsten bei der Ovulation entleert würden.

Kehren wir nun zu den inzwischen sich abspielenden Reifeerscheinungen an der Eizelle zurück.

3. Die Eireife.

Unter Eireifung hat man streng genommen die ganze Periode des Wachstums der Oocyte nach der letzten

mitotischen Teilung einer Oogonie bis zur vollendeten Abschnürung der Polzellen zu verstehen.

Hierbei können Reifevorgänge am Eileib (d. h. die Aufspeicherung und Anordnung einer für die Art charakteristischen Dottermenge im Ooplasma, die Zunahme des Ooplasmas und die Bildung der primären und sekundären Hüllen) von den Reifeerscheinungen am Keimbläschen oder von der Kernreife unterschieden werden. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß beide unabhängig voneinander verlaufen.

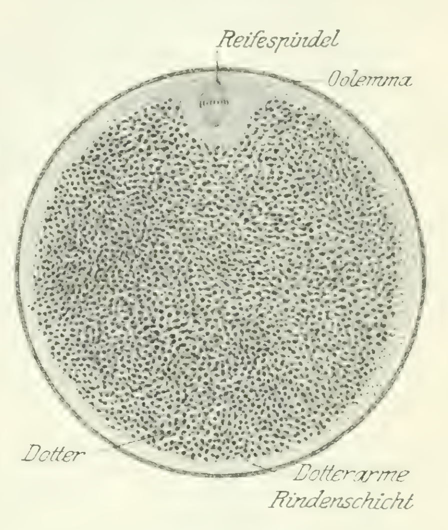


Fig. 14. Eben entleerte Eizelle des Lanzettfischchens (Amphioxus lanceolatus) mit Reifespindel. Nach Sobotta. Das Oolemma begrenzt die Eizelle als dunkler Kontur, unter ihr die dotterfreie Rindenzone des Ooplasmas, das übrige Ooplasma gleichmäßig mit Dotter durchsetzt (isolecithaler Typus). Am Keimpol die radiär eingestellte Reifespindel mit äquatorial angeordneten Chromosomen innerhalb des dotterfreien Keimes. Vergr. 500 : 1.

Jede fertige Eizelle besitzt eine für die Spezies charakteristische Größe und ebenso eine bestimmte Dottermenge. Aber die fertige Eizelle ist noch nicht reif.

Die Reifevorgänge leiten sich bei den Säugetieren dadurch ein, daß der Zusammenhang der Eioberfläche mit den radiären Zellausläufern der Eiepithelien sich löst. Der Eileib zieht sich von dem schon vorher verdichteten Exoplasma, das nun als außerordentlich feine Eimembran abgehoben wird, zurück, und es entsteht zwischen dem Eileib und der Eimembran eine schmale, wahrscheinlich mit einer vom Ooplasma ausgeschiedenen Flüssigkeit, dem Eisafte erfüllte feine Spalte. Eine zweite Spalte, den hypolemmalen Raum, bemerkt man zwischen Eimembran und Ooplasma. Auch sie ist mit Flüssigkeit erfüllt (Fig. 3).

Die Kernreife beginnt mit sehr komplizierten Veränderungen im Keimbläschen selbst, die aber gegenwärtig noch keineswegs so klargestellt sind, daß eine für alle Wirbeltiere passende Beschreibung in Kürze möglich ist.

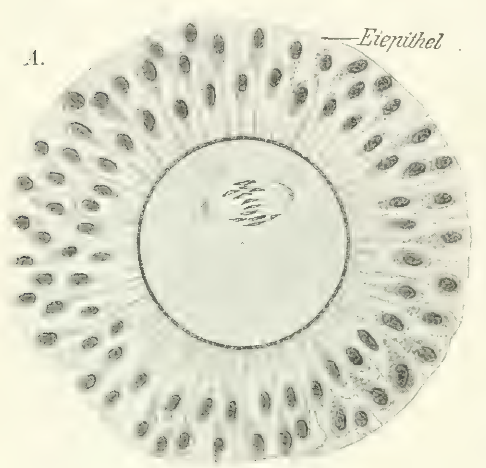
Die Kernreife endet mit der Abschnürung der Polzellen oder mit der Vollreife der Eizelle.

Diese vollzieht sich nach Art einer mitotischen Knospung. Sie beginnt vielfach noch im Follikel, verquickt sich aber zeitlich mit der Befruchtung und kommt meist erst nach der Ovulation in dem Eileiter und nach dem Eindringen eines Spermiums zum Abschluß. Der leichteren Übersicht halber schildere ich beide Vorgänge gesondert.

Schon einige Zeit vor dem Follikelsprung rückt das Keimbläschen

an die Oberfläche der Oocyte. Der Keimfleck oder die mehrfach vorhandenen Keimflecken und die Membran des Keimbläschens schwinden. Aus dem Chromatin entstehen schließlich Chromatinschleifen, die sich der Länge nach teilen.

Dann bildet sich eine zuerst schief oder paratangential gerichtete Spindel (Fig. 15 *A*), die erste Pol- oder Reifespindel, die sich allmählich radiär einstellt.



Die Polspindeln besitzen keine Centrosomen und keine Polstrahlung. Die Spindelfasern enden an den Spindelpolen ohne Konvergenz wie abgeschnitten. Das Oocentrum (siehe Fig. 15 *A* u. *B*) scheint vor der Spindelbildung zu schwinden.

Über dem peripheren Spindelende entsteht eine knopfartige Vorwölbung des Ooplasmas, die auch Dotterelemente

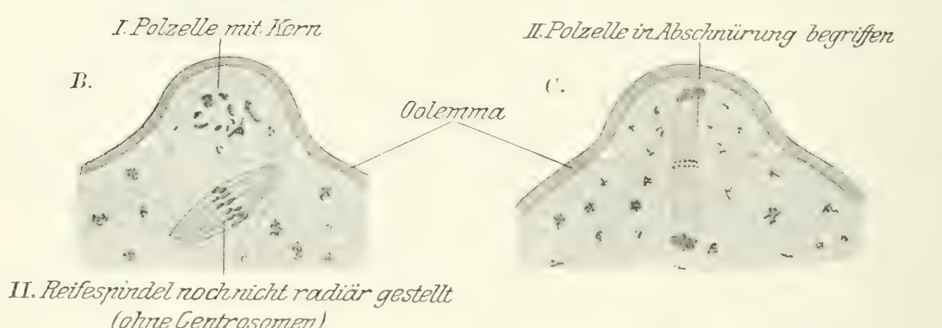


Fig. 15 *A*, *B*, *C*. Abschnürung der Polzellen bei der Maus, nach Sobotta. *A* u. *B* Paratangentiale Reifespindel, *C* Einstellung zur tangentialen Lage und Bildung der zweiten Reifespindel.

enthalten kann. Gleichzeitig ordnen sich die Chromatinschleifen zum Dyasterstadium. Die Spindel wird dann wie bei jeder Mitose nach Auftreten deutlicher Zentralspindelkörperchen im Äquator halbiert. Ihre periphere Hälfte wird mit den zugehörigen Chromatinschleifen und dem Ooplasmahügel als erste Polzelle oder Polocyte abgeschnürt.

Diese liegt, wie ich beim Igel deutlich sah, zwischen dem Ooplasma und der Eimembran.

Der ganze Prozeß ist eine äquale Kern-, aber sehr inäquale Ooplasmateilung. Unmittelbar auf die Abschnürung der ersten Polzelle kann ohne eingeschobenes Ruhestadium des Keim-

bläschenrestes und ohne Längsspaltung der im Ooplasma zurückgebliebenen Chromatosomen die Bildung der zweiten Polspindel und die Abschnürung der zweiten Polocyte folgen. Hierdurch wird die für die Species typische Chromosomenzahl halbiert, und es bleibt nur die Hälfte derselben in dem Keimbläschenreste der Oocyte zurück.

Der schwer färbbare Rest des Keimbläschens rückt nun wieder mehr in die Mitte des Ooplasmas und heißt jetzt Eikern. Er ist nun natürlich viel kleiner als das ursprüngliche Keimbläschen und enthält nur die Hälfte der ursprünglichen Chromosomenzahl.

Diese zweimalige Knospung liefert drei oder, da sich die erste Polocyte nachträglich noch einmal teilen kann, maximal vier Zellen, nämlich eine große Zelle, das Reifei, und drei kleinere Zellen, die Polzellen. Es kann aber auch nur eine Polzelle abgeschnürt werden. Auch kann deren nachträgliche Teilung unterbleiben.

Nach Abschnürung der ersten Polocyte wird die Oocyte I. Ordnung oder das fertige Ei zur Oocyte II. Ordnung oder zum Vorei, und dieses wird nach Abschnürung der zweiten Polocyte zum Reifei oder Ovium.

Im Falle der Bildung von drei Polzellen und einem Reifei bestehen Ähnlichkeiten mit der Bildung der vier Spermatiden aus einer Spermatocyte, wie aus Fig. 16 ersichtlich ist.

Aber diese Ähnlichkeiten verwischen sich vielfach. So, wenn z. B., wie bei der Maus, gewöhnlich nur eine Polzelle abgeschnürt wird. Diese soll dann nicht der ersten, sondern der zweiten Polzelle anderer Tiere entsprechen.

In den als die Regel betrachteten Fällen liefert die wiederholte Teilung der Spermatocyte I. Ordnung, wie für manche Wirbellose festgestellt ist, meist vier gleichwertige Spermatiden, die zu Spermien umgewandelt werden. Bei der Eireife dagegen kommt es zwar auch in manchen Fällen zur Bildung von maximal vier Zellen, aber diese sind ungleichwertig. Nur das Reifei hat Zukunft. Die drei Polzellen haben nur den Wert abortiver Eier und gehen in der Folge zugrunde.

Auch bei der Spermienbildung von Hymenopteren (Bienen, Hummeln, Wespen) hat man neuestens Polocytenbildung entdeckt. Die Reifeteilungen führen da zur Bildung von einer Spermatide und einer kernlosen und einer kernhaltigen Polocyte (Biene): die kernlose Polocyte geht bald zugrunde. Die kernhaltige Polocyte beginnt sich in ein Spermium umzubilden, geht aber ebenfalls, wenn auch sehr spät zugrunde. Also auch hier Bildung eines zukunftreichen Spermiums und zweier abortiver Spermien aus den Polocyten.

In atretischen Follikeln hat man ebenfalls Spindelbildungen an den Oocyten beobachtet. Solche Oocyten gehen aber stets im Verlaufe der Follikelatresie rasch zugrunde.

Die weitverbreitete Abschnürung der Polocyten im Tier- und Pflanzenreiche deutet auf die fundamentale Bedeutung des Vorganges hin. Sie wird darin gesucht und gefunden, daß durch die Reifeteilung der Spermatocyten I. Ordnung und durch die Reifeteilung der Oocyte I. Ordnung unter Abschnürung der Polzellen dem Eikern ebenso wie dem Spermiumkerne schließlich nur die halbe Zahl der Chromatosomen eines Normalkernes zugeteilt wird.

Die Teilung, welche bei der Reife der Geschlechtszellen diese Halbierung herbeiführt, wird deshalb als **Reduktionsteilung** im Gegensatze zur **Äquationsteilung** (wenn die Chromosomen zuerst längs gespalten und dann in der für die Körperzellen typischen Zahl auf die Teilstücke verteilt werden), bezeichnet. Auf die Frage, ob und

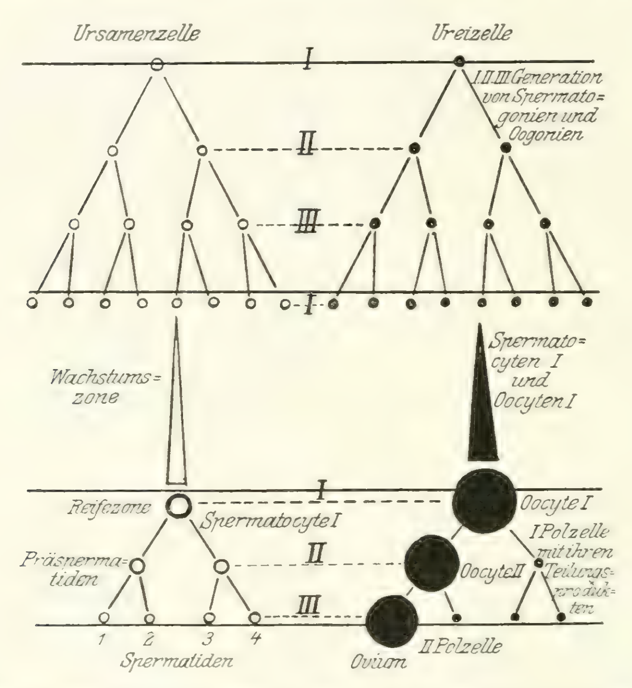


Fig. 16. Schema der Entwicklung der Urgeschlechtszellen zu Samenzellen oder Spermien und Reifeiern oder Ovien, nach Boveri. Linie I: Ursamenzelle links, Ureizelle rechts. Linie II und III: In der Keimzone Spermatogonien und Oogonien, die obere kleine Zelle in der Wachstumszone wird zu einem Spermatocyt I. Ordnung oder einer Oocyte 1. Ordnung. Durch Teilung dieser Zellen (I in der Reifezone) wurden links zwei Präspermatiden, rechts je eine Oocyte II. Ordnung oder eine Eimutterzelle) und die erste Polzelle geliefert. Die folgende Teilung (bei II in der Reifezone) liefert vier Spermatiden links (1. 2. 3. 4) und ein Reifei = Ovium nebst der zweiten Polzelle rechts. Teilt sich die erste Polzelle nochmals, dann hat man rechts wie links vier Abkömmlinge von I (Reifezone), die links alle gleichweitig (Spermatiden), rechts aber ungleichwertig (ein Reifei oder Ovium und drei abortive Eier oder die Polzellen) sind.

inwieweit schon vor den Reifeteilungen in den Vorstufen der Oocyten und Spermatocyten eine Chromosomenreduktion eintritt, kann hier nicht eingegangen werden.

4. Die Befruchtung.

Unter Befruchtung versteht man die Vereinigung eines Spermiums mit einem Ovium zum Spermovium oder zu der Embryonalzelle unter gleichzeitiger Verschmelzung des Spermium- und Oviumkernes zum Embryonalkern.

Die sonst so sparsame Natur stellt für diesen zur Erhaltung der Art so wichtigen Vorgang überreiche Mittel an Eiern und Spermien bereit. Nach ungefährem Überschlag werden zur Befruchtung eines einzigen Reifeies beim Menschen und bei den Wirbeltieren viele Millionen Spermien vergeudet — denn nur ein einziges ist zur Befruchtung nötig!

Die Folge der Befruchtung ist eine doppelte:

Erstens wird durch sie das Reifei, das sein Oocentrum und damit die Fähigkeit zu weiterer Teilung verloren hat, durch Import des Spermiocentrums zur Teilung und damit zur Entwicklung angeregt.

Die Befruchtung ist Entwicklungserregung: Befruchtungstheorie.

Zweitens führt die Befruchtung durch Verschmelzung zweier bis dahin getrennter Geschlechtszellen und ihrer Kerne, des väterlichen Spermiums und des mütterlichen Oviums, zur Bildung einer kombinierten Zelle der Embryonalzelle oder des Spermoviums. Dieses vereinigt die Eigenschaften beider Eltern in sich und überträgt sie auf die Zellen des Embryos, den es durch wiederholte Teilung liefert.

Die Befruchtung ermöglicht die Vererbung mütterlicher und väterlicher Eigenschaften auf die Nachkommen: Vererbungstheorie.

Bei Tieren, welche Eier und Samen in Wasser absetzen, ist die Befruchtung eine äußere, d. h. Spermien und Ovien vereinigen sich außerhalb des mütterlichen Organismus.

Die Spermien dringen dann durch die gequollenen Gallerthüllen (Amphibien) oder durch eine präformierte Öffnung im Oolemma, durch die Mikropyle (Fischei), ein.

Die entleerten Ovien solcher Tiere kann man auch durch willkürlichen Zusatz von Sperma besamen. Die Folge dieser Besamung ist die „künstliche“ Befruchtung.

Bei den Tieren dagegen, bei welchen die Spermien durch Begattung in die inneren weiblichen Geschlechtsorgane gebracht werden und dort in die Eizellen eindringen, spricht man von innerer Befruchtung.

Auch künstliche innere Befruchtung ist durch Injektion von Sperma in die Genitalien läufiger Hündinnen mit Erfolg versucht worden.

Begattung und Befruchtung fallen niemals zeitlich zusammen, sondern können durch Minuten, Stunden, Tage oder (wie bei den winterschlafenden Fledermäusen) durch Monate voneinander getrennt sein.

Der Ort der Befruchtung ist abhängig von dem Zusammentreffen reifer lebendiger Spermien mit reifenden oder reifen, noch lebendigen Eizellen.

In der Regel findet die Befruchtung im ovarialen Drittel des Eileiters oder in der Eileiterampulle, also in beiden Fällen vor Bildung der tertiären Eihüllen, statt. Die Spermien können aber auch durch ihre Eigenbewegung bis in die, den Eierstock umhüllenden Bauchfelltaschen mancher Tiere (Fleischfresser, Schweine, Nager u. a.) gelangen. Hier hat man sie, z. B. bei der Hündin, wiederholt gefunden.

Unter anomalen Verhältnissen kann das nach Eröffnung des Follikels in diesem hängen gebliebene Ei im Ovarium selbst von einem durch die Rißstelle in der Follikelwand eindringenden Spermium befruchtet werden und sich bis zu einem gewissen Grade entwickeln (Eierstockströchtigkeit, Graviditas ovarica). Das Eindringen von Spermien durch die intakte Wand des Eifollikels und die Befruchtung innerhalb eines ungeplatzten Follikels ist ausgeschlossen.

Bleibt das Spermovium an den Fransen der Eileiterampulle hängen und entwickelt sich da oder an einer anderen Stelle im Eileiter weiter, so spricht man von Graviditas ampullaris oder tubaria.

Bei manchen Säugetieren (Kaninchen, Feldhasen, Wiederkäuern, Schweinen, Fleischfressern, selten bei der Stute) findet man von ihren Fruchthüllen umgebene, mit dem Netze, dem Peritoneum oder dem Darmtractus verwachsene, wechselnd weit entwickelte Embryonen in der Bauchhöhle und hat dann von einer Bauchhöhlenschwangerschaft oder Graviditas abdominalis gesprochen. Man stellte sich vor, daß das Reifei nicht in den Eileiter gelangt, sondern sich befruchtet in der Bauchhöhle festgesetzt und da weiter entwickelt habe.

Neuere Befunde zeigen aber, daß solche Embryonen durch Einreißen aus den starkverdünnten Tuben oder aus dem Uterus in die Bauchhöhle geraten, auf deren Organe sie gleichsam transplantiert sind. Nachträglich können sich die Hüllen solcher Früchte von dem Verwachsungsstiele lösen, liegen dann frei in der Bauchhöhle und ihre Oberfläche sieht dann glatt, wie poliert, aus (Fruchtblasen von Wiederkäuern). In einzelnen Fällen (Kaninchen) war eine die ursprüngliche Rißstelle markierende Narbe am Uterus tatsächlich nachweisbar.

Bei der Häsin scheinen aber auch Abschnürungen ganzer Uteruskammern vorzukommen, denn die Früchte liegen da in muskulösen Kapseln. Hiernach handelt es sich in solchen Fällen nicht um eine durch Ansiedlung und Entwicklung eines in die Bauchhöhle verirrten befruchteten Eies entstandene primäre Bauchschwangerschaft, sondern um eine durch Ruptur der Tube oder des Uterus oder Abschnürung von Fruchtkammern zustande gekommene sekundäre Bauchträchtigkeit. Daß dabei eine wesentliche Weiterentwicklung der Frucht stattfinden kann, scheint wenig wahrscheinlich.

Bezüglich der Graviditas abdominalis des menschlichen Weibes verweise ich auf die Lehrbücher der Geburtshilfe.

Die

feineren Vorgänge bei der Befruchtung

sind an den kleinen, leichter zu beschaffenden und durchsichtigen Eizellen wirbelloser Tiere durch künstliche Befruchtung klarer zu erkennen als bei den durch große Dottermassen undurchsichtigen Eiern der Wirbeltiere. Namentlich bei den Säugetieren muß man diese erst mühsam in

den Tuben aufsuchen oder sie aus ihnen entleeren. Doch besitzen wir mehr oder weniger vollständige Untersuchungen über die Befruchtungsvorgänge bei fast allen Wirbeltierklassen mit Ausnahme des Menschen. Von Säugetieren ist vor allem die Befruchtung der Maus in ausgezeichneter Weise untersucht. Das Ergebnis all dieser Arbeiten ist, daß trotz mancher unwesentlichen Abweichungen im einzelnen der Befruchtungsakt nicht nur bei den Wirbeltieren, sondern auch in der ganzen Tierwelt sich nach einem und demselben Prinzip vollzieht.

Das gequollene und bei den Säugetieren noch von dem degenerierenden Eiepithel umschlossene oder nach dessen Abstreifung nackte Oolemma wird von einer oder mehreren Spermien durchbohrt. Mitunter sieht man mehrere Spermien im hypolemmalen Raum (der jedoch bei der Maus nicht gebildet wird) sich bewegen. Der hypolemmale Raum ist an in das Wasser abgelegten Reifeiern mit Wasser oder Eisaft erfüllt.

Aber nur ein Spermium, das Hauptspermium, dringt (bei telolecithalen Eiern am Keimpol) in radiärer Richtung in das Ooplasma ein (Fig. 17 *A*). Dabei kann dem Spermium ein konischer Fortsatz des Ooplasmas, der „Empfängnishügel", entgegen kommen.

Wie sich bei der Befruchtung die Eimembran, soweit eine solche schon vor der Befruchtung besteht, verhält, ist nicht genügend bekannt. Bei Amphibien, Reptilien und Säugetieren ist auch der Schwanz, der sonst nach der Durchbohrung des Oolemmas und Ooplasmas aufgelöst wird oder abfällt, in einzelnen Fällen im Ooplasma gesehen worden.

Der Kopf des eingedrungenen Spermiums dreht sich dann im Ooplasma und stellt sich, während er zu einem stark färbbaren, länglichen Körper sich umbildet, mehr oder weniger senkrecht zum Eiradius (Fig. 17 *B*).

Er liegt nun in einem kleinen Buckel der Eioberfläche, umgeben von einem hellen Plasmahof, und macht meist eine weitere Drehung derart, daß er seine Spitze der Eiperipherie zukehrt. Nun tritt zentral vom Spermiumkopf eine Sphäre mit Strahlung und Centrosoma auf, das man vom Spermiozentrum ableiten muß.

Während dieser Vorgänge wird die zweite Polocyte abgeschnürt.

Der Spermienkopf wandelt sich zu einem kleinen Kern mit großem nucleolusartigen Körper und Kernnetz, dem Spermium- oder Samenkern, um (Fig. 17 *C* u. *D*).

Inzwischen ist der Eikern, wie schon erwähnt, aus dem Reste des Keimbläschens nach Abschnürung der Polocyten entstanden.

Ich gebrauche die Bezeichnung Samen- und Eikern und nicht die noch vielfach übliche „männlicher" und „weiblicher Vorkern", da diese Bezeichnung zu der irrtümlichen Meinung führen kann, daß in den „Geschlechtskernen", wie man beide auch summarisch nennt, männliche oder weibliche Eigenschaften enthalten

seien und auf den Embryo übertragen würden. Hiernach wäre ja auch der durch deren Vereinigung gebildete Embryonalkern (siehe unten), sofern er männliche und weibliche Geschlechtsqualitäten enthalten müßte, hermaphroditisch.

Beide Kerne stammen zwar von geschlechtlich verschiedenen Individuen, vom Vater und von der Mutter, sie haben aber mit dem Geschlechte des Embryos nichts zu tun, sondern übertragen auf diesen nur väterliche und mütterliche Eigenschaften. Die das Geschlecht des Embryos bedingenden Faktoren werden nicht

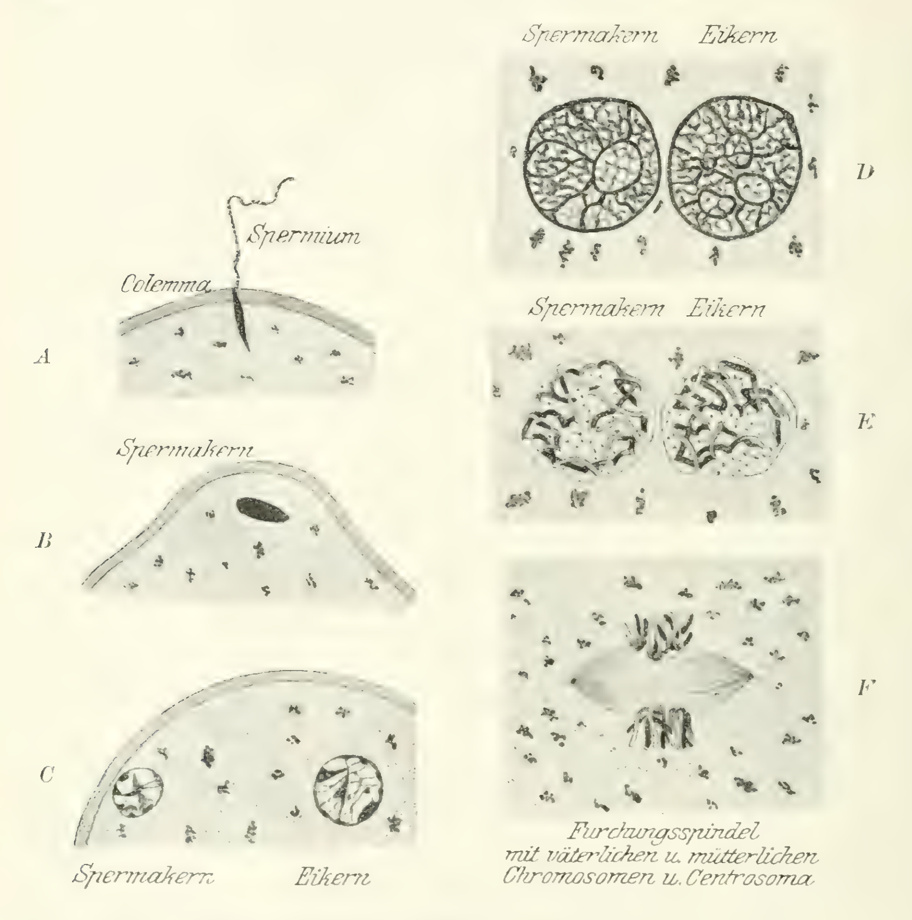


Fig. 17. Befruchtungsstadien des Mäuseeies, nach Sobotta. Vergr. 1200 : 1.

durch die Befruchtung bestimmt (Beweis: die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier und die Zwitterbildungen) und sind zurzeit noch keineswegs erkannt.

Sehr bald verwischen sich die ursprünglichen Größenunterschiede zwischen dem kleineren Samen- und dem größeren Eikern, und beide sind dann gleichgroß. Beide Kerne verharren nun einige Zeit in Ruhe (Maus), nähern sich aber einander fast bis zur Verschmelzung und liegen nun im Zentrum des Spermoviums (oder bei telolecithalen Eiern im Zentrum des Keims). Aus dem Kernnetze bildet sich in jedem

Kerne ein Chromatinfaden, während die Kernmembran achromatisch wird (Fig. 17 *E*). Dieser Faden zerfällt unter völligem Schwund der Kernmembran in einzelne Chromatinschleifen.

Zwischen den beiden Schleifenmassen sieht man nun sehr deutlich ein Centrosom mit Sphäre. Dies teilt sich, und zwischen den Centrosomen bildet sich eine kleine Spindel, die immer größer wird. Sie heißt Furchungs- oder auch Embryonalspindel, da sie die Furchung oder Teilung des Spermoviums einleitet und damit die Bildung der Embryonalzellen veranlaßt. An ihre Fäden legen sich von beiden Seiten die aus dem Spermium- und Eikerne in je gleicher Zahl entstandenen Chromosomen an und sind da noch einige Zeit durch ihre getrennte Lage zu beiden Seiten der Spindel bis zu ihrer völligen Mischung zu unterscheiden (Fig. 17 *F*).

Statt dieser Mischung der Chromatinschleifen kann auch eine Verschmelzung des Ei- und Samenkernes zum ruhenden Embryonalkerne eintreten, d. h. die Bestandteile beider Kerne vereinigen sich zum Netze eines ruhenden Kernes und sondern sich bei der Bildung der Furchungsspindel erst nachträglich wieder in eine gleiche Anzahl väterliche und mütterliche Chromatinschleifen.

Im Grunde besteht zwischen beiden Vorgängen kein Gegensatz. Es handelt sich nur um einen früheren oder späteren Zerfall des Samen- und Eikernes in Chromosomen und deren frühere oder spätere Mischung.

Mit der Bildung des Embryonalkernes oder der Mischung väterlicher und mütterlicher Chromosomen ist die Befruchtung beendet.

Die Dauer des Befruchtungsaktes ist eine sehr wechselnde. Bei den Seeigeln dauert sie etwa 20 Minuten, bei der Forelle und dem Hechte je nach der Temperatur des Wassers 5—10 Stunden. Bei Säugetieren ist eine Bestimmung der Zeitdauer des Befruchtungsvorganges nicht mit Sicherheit zu geben.

Bei der Maus, deren Befruchtung von den Säugetieren am besten studiert ist, dringen die Spermien, je nachdem die Eier bei der Begattung schon aus den Follikeln ausgetreten waren oder noch nicht, 6—10 Stunden nach der Begattung in die Eier ein. Ei- und Samenkern bestehen mindestens 12 Stunden, die erste Teilung leitet sich etwa 26 Stunden nach der Begattung ein. Der ganze Befruchtungsakt, vom Eindringen des Spermiums bis zur ersten Furche, dauert somit etwa 16—20 Stunden.

Neben der monospermen Befruchtung durch ein einziges Spermium kennt man noch das Eindringen mehrerer oder vieler Spermien in die Eier und bezeichnet diesen Vorgang als Polyspermie.

Man unterscheidet eine physiologische und eine pathologische Polyspermie.

Physiologische Polyspermie ist bei den sehr dotterreichen Eiern der Fische, geschwänzten Amphibien, Reptilien und Vögeln beobachtet worden. Die Nebenspermien, wie man die außer der befruchtenden Hauptspermie ein-

dringenden Spermien nennt, können in wechselnden, z. T. sehr großen Mengen, in den Keim oder auch in den Dotter eindringen. Sie bilden Spermienkerne mit Strahlung und Spindeln, sind also vermehrungsfähig. Vielfach gehen sie aber auch ohne Spindelbildung zugrunde. Die in dem Keim entstandenen Nebenspermienkerne werden durch den Stammkern in den Dotter verdrängt und mischen sich mit den dort vorhandenen Nebenspermienkernen. Dort können sich um sie große Plasmaklumpen (sogenannte Megasphären) bilden. Das weitere Schicksal der Nebenspermienkerne ist noch unklar. Schließlich sollen sie nach den einen sämtlich zugrunde gehen, nach anderen aber mit ihren Umhüllungen in den sich furchenden Keim aufgenommen werden.

Pathologische Polyspermie findet man an überreifen Eiern, bei denen die Befruchtung zu spät nach der Reife eintritt. Auch hat man sie experimentell, namentlich an narkotisierten Seeigeleiern durch Zusatz von Chloral, Chloroform usw. zum Meerwasser, in dem die künstliche Befruchtung vorgenommen wurde, hervorgerufen. Manche Eier bilden in dem Augenblick, wo der Kopf der Hauptspermie das Ooplasma berührt, eine „Befruchtungshaut", welche das Eindringen weiterer Spermien verhindert. Andere Eier besitzen ohne eine solche Befruchtungshaut abweisende Kräfte gegen weitere eindringende Spermien. Überreife oder durch Narkose bedingte Lähmung des Ooplasmas schalten diese Schutzbildungen aus, und es kommt zur Polyspermie.

Unbefruchtete Wirbeltiereier gehen mit ihrer Reifungsspindel und mit oder ohne abgeschnürte Polzellen, ohne sich zu furchen, in der Tube zugrunde. Eine Befruchtung im Uterus ist somit ausgeschlossen.

Nach Klarlegung der bei der Eireife und Befruchtung sich abspielenden sehr komplizierten und gesetzmäßigen Vorgänge kann deren Bedeutung nach dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft besprochen werden.

Die sinnfälligen Vorgänge bei der Eireife und Befruchtung spielen sich vor allem in den Kernen der Geschlechtszellen und vor allem an deren Chromosomen ab.

Es wurde schon betont, daß die bei der mitotischen Kernteilung somatischer Zellen auftretende Chromosomenzahl für jede daraufhin untersuchte Tierart als eine bestimmte erkannt wurde (so z. B. beim Feuersalamander und bei der Maus 24). Da nun die Chromosomenzahl bei der Reife des Eies und der Spermien, wie wir sahen, auf die Hälfte (also 12 im Ei- und 12 im Spermienkern) reduziert wird, so muß auch der Embryonalkern oder, wenn kein solcher, sondern sofort eine Embryonalspindel gebildet wird, diese genau die gleiche Zahl von Chromosomen wie die Kerne der somatischen Zellen enthalten, nämlich $12 + 12 = 24$.

Durch die Reduktionsteilungen der Eizellen und Spermien soll also eine Summierung der Chromosomen bei der Befruchtung auf das Doppelte der Normalzahl verhindert werden. Durch die bei der Befruchtung eintretende Verschmelzung der Kerne zum Embryonalkern wird in diesem die Normalzahl der Chromatinschleifen wieder hergestellt. Durch eine gleiche Anzahl väterlicher

und mütterlicher Chromosomen wird die Möglichkeit der kombinierten Vererbung väterlicher und mütterlicher Eigenschaften auf den Keim gesichert (Amphimixis).

Besonderes Gewicht wird weiter darauf gelegt, daß bei allen Tieren der einzige materielle Zusammenhang zwischen Eltern und Nachkommen ganz allein durch die sich vereinigenden Geschlechtszellen gegeben ist, und daß die Nachkommen stets beiden Erzeugern mehr oder weniger gleichen (Vererbung).

Die Übertragung elterlicher Eigenschaften auf die Nachkommen durch Vererbung kann also allein durch die Geschlechtszellen stattfinden. Daß das richtig ist, beweisen die außerhalb der Mutter sich entwickelnden Eier ovíparer Tiere. Es muß also in den Geschlechtszellen selbst eine besondere, die Vererbung betätigende hypothetische Substanz vorhanden sein, die man als Idioplasma bezeichnet.

Die enormen Massenunterschiede zwischen der Ooplasmamasse und den spärlichen Plasmaderivaten in den Spermien wird als Gegengrund gegen die Annahme betrachtet, daß die gesamte Substanz beider Geschlechtszellen die Vererbung vermittelt. Sonst müßten, so sagt man, bei der Vererbung elterlicher Eigenschaften stets der größeren Menge des Ooplasmas wegen die mütterlichen Eigenschaften vorherrschen.

Es wird deshalb angenommen — ob mit Recht, lasse ich dahingestellt —, daß die vererbende Substanz, das Idioplasma, in beiden Geschlechtskernen in den nach Zahl und Größe übereinstimmenden Chromosomen vorliege.

Nach dieser Annahme wird auch verständlich, daß bei der normalen Befruchtung nur ein Spermium in das Ooplasma eindringt und den Spermakern liefert.

Der Kopf des Spermiums ist nach dieser Hypothese Vererbungsträger. Das Spermiocentrum im Halse wird an Stelle des während der Polzellenbildung geschwundenen Oocentrums dem Ei bei der Befruchtung implantiert und gibt diesem die Möglichkeit weiterer Teilung wieder. Der Hals ist somit der Befruchtungsträger.

Das Perforatorium dient zur Durchbohrung der Eikapsel. Der Schwanz als motorischer Apparat. Nach dem Eindringen scheint der Schwanz, soweit er nicht schon vorher abgeworfen wird, im Ooplasma aufgelöst zu werden.

Ob mit der gegebenen modernen Deutung der sinnfälligen morphologischen Vorgänge bei der Befruchtung deren Bedeutung nach jeder Seite hin erschöpft ist, bleibt so lange eine offene Frage, als wir über die weiteren Schicksale des Kernsaftes, der Protoplasmareste an den Spermien und aller übrigen Zellorgane der so kompliziert gebauten

Geschlechtszellen bei der Befruchtung so wenig wissen wie zurzeit. Vollkommen dunkel sind auch noch die chemischen Vorgänge bei der Befruchtung. Jedenfalls aber wird der Kern fortwährend durch die im Plasma sich abspielenden Vorgänge beeinflußt. Er steht in beständiger biologischer Wechselwirkung mit diesem Plasma, das also indirekt durch Beeinflussung des Kernes auch an der Vererbung beteiligt ist.

Im allgemeinen sind nur die Eier einer Art (artgleiche Eizellen) mit Spermien derselben Art (artgleichen Spermien) befruchtungsfähig. Die Möglichkeit einer Befruchtung etwa des Laichs einer Forelle mit artungleichen Spermien vom Hecht oder der Eier eines Laubfrosches mit dem Samen eines Molches ist ausgeschlossen.

Dagegen sind Individuen verschiedener Rassen untereinander befruchtungsfähig [Bachforelle und Regenbogenforelle: Ziege und Steinbock, Kaninchen und Hase (Bastardbefruchtung)]. Vereinzelt kennt man auch Fälle, daß Individuen zweier „Arten“, wie z. B. Pferd und Esel, sich fruchtbar begatten.

Daß die Geschlechtszellen Zellen von höchst kompliziertem, für die Art charakteristischem Bau, ja die kompliziertesten Zellen sind, die es gibt, geht zum Teil schon aus der gegebenen Schilderung hervor. Es müssen aber noch viel feinere und kompliziertere Unterschiede an ihnen bestehen, als wir uns vorzustellen vermögen.

Bei wirbellosen Tieren ist es in neuerer Zeit mehrfach gelungen, Reifeier ohne Spermien lediglich durch Reagenzien, also durch chemische Reize, zu parthenogenetischer Entwicklung zu veranlassen (künstliche Parthenogenese). Auch die Befruchtung kernloser, durch Schütteln von Seeigeleiern erhaltener Eistücke (Merogonie) ist mit Erfolg versucht worden. Solche kernlose, befruchtete Eistücke von Seeigeln können sich bis zum Larvenstadium entwickeln. Für die Befruchtung des Eies oder eines Teilstückes desselben genügt also der Samenkern allein, ohne Eikern. Die Kerne solcher merogonisch entstandener Keime und Larven enthalten selbstverständlich nur die Hälfte der Chromosomen somatischer Zellen, und zwar nur väterliche Chromosomen. Nimmt man zur Befruchtung Spermien einer anderen Spezies, so kann man Bastardlarven erzeugen und den Beweis führen, daß der Spermakern in der Tat der Träger der Vererbung väterlicher Eigenschaften ist: es fragt sich nur, an welche Bestandteile des Kerns diese Eigenschaften gebunden sind.

Zweiter Teil.

Entwicklung.



I. Die Furchung oder Teilung des Spermoviums.

Unmittelbare Folge der Befruchtung ist die Furchung oder besser Teilung des Spermoviums.

Die vor der Begründung der Zellenlehre übliche Bezeichnung „Furchung“ berücksichtigt ursprünglich nur die bei der Teilung des Spermoviums (so z. B. bei dem Frosche) auffallenden äußeren Erscheinungen in Form von nacheinander auftretenden Furchensystemen. Viel später wurde dann erkannt, daß diese „Furchen“ durch Teilungsvorgänge bestimmt werden, daß sie der Ausdruck wiederholter mitotischer Kern- und Zellteilungen sind.

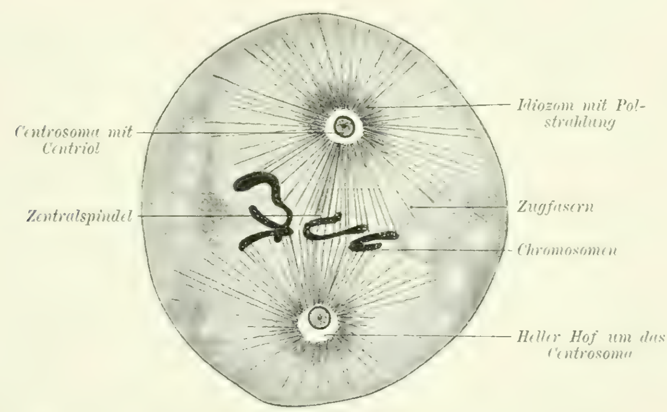


Fig. 18. Erste Furchungsspindel in dem Spermovium von Ascaris megalocepha, nach Boveri. Innerhalb der strahlenförmigen Sphäre sieht man in einem hellen Hofe das Centrosoma und in diesem das Centriol. Starke Vergrößerung.

Der Befruchtungsträger (das Spermiocentrum) löst in dem Spermovium fortgesetzte Teilungen aus, welche es zuerst in zwei, dann immer mehr Furchungszellen oder Blastomeren zerlegen. Diese liefern in ihrer Gesamtheit schließlich alle Kerne und Zellen des sich entwickelnden vielzelligen Organismus. Es stammen somit alle Zellen des Embryos vom Spermovium, alle seine Zellkerne vom Furchungs- oder Embryonalkern ab.

Wie bei jeder mitotischen Teilung, so beobachtet man auch bei der Furchung (Fig. 18):

1. eine Zentralspindel mit Centriolen, Centrosomen und Sphäre sowie die zu den Chromatinschleifen verlaufenden Zugfasern. Die lange Spindelachse fällt zusammen mit dem größten Durchmesser des Zellplasmas. In kugelförmigen Zellen kann sich die Spindelachse in alle Radien einstellen. In einer ovalen Plasmamasse oder in flächenhaft angeordnetem Plasma, z. B. der Keimscheibe des Vogeleies, findet sie nur parallel zu deren größtem Durchmesser Platz;

2. die Chromatinschleifen oder Chromosomen bilden in dem Spindeläquator einen Mutterstern, der zur Hälfte aus Chromatinschleifen des Ei-, zur anderen Hälfte aus solchen des Spermakernes besteht;

3. mütterliche und väterliche Chromatinschleifen werden dann in gleicher Zahl gemischt auf je eine Spindelhälfte im Tochterstern verteilt und

4. nach Halbierung der Zentralspindel in deren Äquator in die Kerne der Blastomeren umgebildet. Ebenso wird in jede Blastomere die Hälfte der im Äquator geteilten Spindel, somit die Hälfte des Sphärenapparates herübergenommen.

5. Mit dem Durchschneiden der äquatorialen, das Ooplasma und die Spindel halbierenden Furche ist die Teilung beendet. Nach kurzer Ruhepause schicken sich dann die beiden ersten Blastomeren abermals zur Teilung an usw.

Es werden also die im Mutterstern der ersten Furchungsspindel oder die im Furchungs- oder Embryonalkerne gemischten mütterlichen und väterlichen Chromatinschleifen bei der ersten Teilung in gleicher Zahl auf die Kerne der beiden ersten Blastomeren verteilt. Wird kein Embryonalkern gebildet, so werden die in dem Mutterstern der ersten Furchungsspindel vorhandenen mütterlichen und väterlichen Chromosomen direkt bei dessen Teilung den Tochtersternen einverleibt.

Es ist nach Befunden an wirbellosen Tieren (Würmern) wahrscheinlich, daß sich die Blastomeren sehr früh in „Stammzellen", d. h. in die Vorstufen der Ureier und Ursamenzellen, und in die Vorstufen der somatischen Zellen scheiden. Nur die Stammzellen sollen den Bestand von mütterlichem und väterlichem Chromatin behalten. Diejenigen Blastomeren, welche die Keimblätter und somatischen Gewebe liefern, sollen hingegen schon sehr früh Bröckel väterlichen und mütterlichen Chromatins aus ihrem Kerne abstoßen, die inner- oder außerhalb der Zellen zugrunde gehen. Der ganze Vorgang, der bei Wirbeltieren erst noch festzustellen ist, bedarf aber noch weiterer Untersuchung.

Die aktiven Vorgänge bei der Teilung des Spermoviums sind, wie bei jeder Zellteilung, an dessen Kern und das Ooplasma gebunden. Aber diese Vorgänge im Ooplasma werden durch die Menge und Anordnung des aufgespeicherten Dotters nicht unwesentlich beeinflußt.

Bei wenig und gleichmäßig in dem Ooplasma verteiltem Dotter wird die Teilung des Spermoviums eine totale, rasche und gleichmäßige sein und zur Bildung gleichgroßer oder nahezu gleichgroßer Blastomeren führen: Totale äquale oder adäquale Furchung.

Je mehr Dotter im Ooplasma aufgespeichert wird, und je ungleichmäßiger er in diesem verteilt ist, um so langsamer und ungleichmäßiger wird auch die Teilung der durch Dotter beschwerten Blastomeren verlaufen müssen. Die dotterärmeren, bei polarer Differenzierung am animalen oder Keimpol gelegenen, Blastomeren werden sich rascher teilen als die mit viel Dotter beladenen, welche den vegetativen Pol bilden.

Der Keimpol wird also sehr bald aus zahlreicheren und kleineren Blastomeren bestehen als der vegetative Pol. Mit anderen Worten: die Teilung des Spermoviums ist zwar noch eine totale, aber sie ist inäqual geworden. Äqual oder inäqual, aber vollkommen sich teilende Eier heißen holoblastische Eier, und die Tiere, welche solche Eier produzieren, nennt man Holoblastier.

Bei noch weiter gehender Dotteranhäufung wird das Ooplasma schließlich als Keim oder Keimscheibe auf den animalen Pol verdrängt.

Die Teilung wird dann auch nur auf diese beschränkt, eine partielle, flächenhafte oder diskoidale und zugleich ungleichmäßige oder inäquale.

Solche Eier nennt man teilfurchende oder meroblastische Eier und ihre Produzenten Meroblastier.

Je lebhafter die Teilung verläuft, um so rascher nimmt selbstverständlich die Zahl der Blastomeren zu, ihre Größe aber ab.

Schema der Teilungs- oder Furchungsformen.

1. Modus: Holoblastier, totale Teilung:
   - a) Äqual oder adäqual: Amphioxus, vivipare Säuger, Mensch.
   - b) Inäqual: Cyclostomen, Amphibien, Schmelzschupper.
2. Modus: Meroblastier, partielle Teilung:
   - Inäqual und diskoidal: Knochenfische, Haie, Reptilien, Vögel, ovipare Säuger.

Siehe auch das Schema Fig. 12.

Erster Modus.

a) Totale und adäquale Furchung.

Am raschesten und gleichmäßigsten werden die Teilungsvorgänge an kleinen, nicht allzu dotterreichen Eiern mit diffusem Dotter ablaufen müssen.

Wir wählen als Beispiel für die totale und adäquale Furchung das kleine etwa $^1/_{10}$ mm große Spermovium des Lanzettfischchens

(Amphioxus lanceolatus oder Branchiostoma), dessen Furchung und dessen nahezu schematisch einfache erste Entwicklungsvorgänge das Verständnis der komplizierteren Entwicklungsvorgänge bei den Wirbeltieren in hohem Grade erleichtern und gleichsam eine Einführung in die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere bilden. Zwar gehen die Meinungen zur Zeit noch darüber auseinander, ob der Amphioxus als „der ehrwürdige Stammvater des Menschengeschlechtes", also als ein Vorläufer der Wirbeltiere, oder als „der entartete und verlorene Sohn des Wirbeltierstammes", also eine rückgebildete Wirbeltierform, zu deuten ist. Didaktisch aber hat seine Entwicklung, mag nun die eine oder die andere Anschauung sich in der Folge als richtig erweisen, so großen Wert, „daß man ihn hätte erfinden müssen, wenn er nicht schon da wäre". Übrigens wird er von den meisten als überlebender

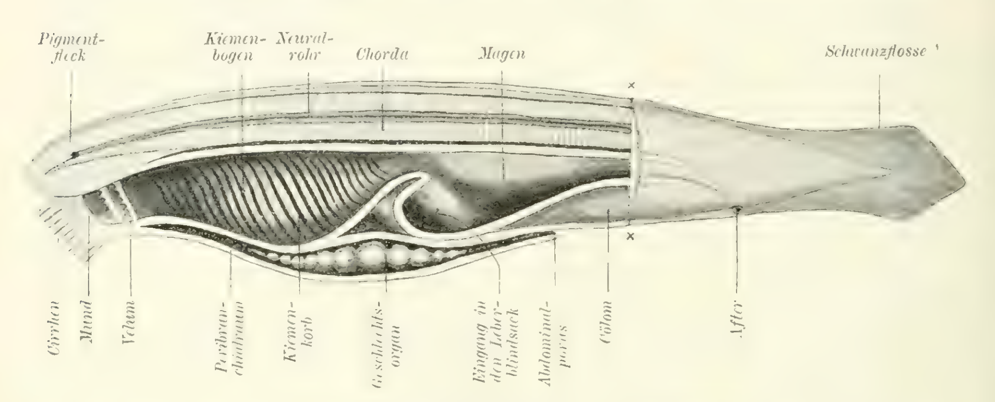


Fig. 19. Amphioxus lanceolatus. Die linke Seite ist bis ×—× abgetragen und dadurch der Darm und der Peribranchialraum eröffnet.

Repräsentant einer sehr ursprünglichen Gruppe, welche die Wurzel des Wirbeltierstammes bildet, betrachtet.

Wegen seiner Form als Lanzettfischchen bezeichnet (Fig. 19), bewohnt der 6—7 cm lange Amphioxus lanceolatus den Uferschlamm wärmerer Meere. Sein seitlich abgeplatteter Körper ist vorn schräg ventralwärts abgestutzt, hinten spitz und trägt auf dem Rücken und dem hinteren Teil der Ventralseite einen schmalen, sich im Gebiete des Schwanzendes etwas verbreiternden Flossensaum. Der Körper wird in seiner ganzen Länge durch den Achsenstab oder die Chorda dorsalis gestützt. Dorsal von ihm liegt das Zentralnervensystem in Gestalt eines langen Rohres mit enger Lichtung ohne jede Spur einer Hirnanschwellung. Auch ein eigentlicher Kopf fehlt.

Die Epidermis besteht aus einschichtigen zylindrischen Flimmerzellen und sezerniert Schleim. Die Muskulatur besteht aus parallel verlaufenden Muskelfaserbündeln (Myomeren). Sie inserieren an Bindegewebsblättern, die von der Chordascheide entspringen (Myosepten), und dorsal wie ventral schräg nach hinten verlaufend, den dorsalen und ventralen Seitenrumpfmuskel bis zur Haut durchsetzen. (Siehe das Hinterende der Fig. 19. Hierdurch entsteht eine auffallende Ähnlichkeit mit der Muskulatur der Fische.

Die Mundöffnung führt, von den Cirrhen umgeben, in den ventral von der Chorda gelegenen weiten und langen Schlundsack und durch den engen Ösophagus in den Magen. Ein von ihm aus nach vorn und rechts gelegener Blindsack bildet die durch die Wand des Kiemenkorbes schimmernde Leber. Der kurze und gerade aus dem Magen hervorgehende Darm mündet vor dem Schwanze auf der linken Körperseite mit dem After.

Am Eingang in den Schlund befinden sich zwei Hautfalten, die Schlundsegel oder Vela und einige zapfenartig vorspringende Wülste. Eine Wimperrinne führt an der Ventralseite des Schlundes bis zum Darmeingang.

Die seitlichen Schlundwände sind von zahlreichen, dicht gestellten schrägen Kiemenspalten durchbrochen, zwischen denen feine Stäbe als Stütze der nach innen vorspringenden blattförmigen Epithelfalten dienen.

Die Kiemenspalten sind äußerlich durch eine die Seiten- und Bauchteile des Körpers vorn umschließende Hautfalte umhüllt, welche in einiger Entfernung vom After auf der Ventralseite eine Öffnung, den Abdominalporus erkennen läßt.

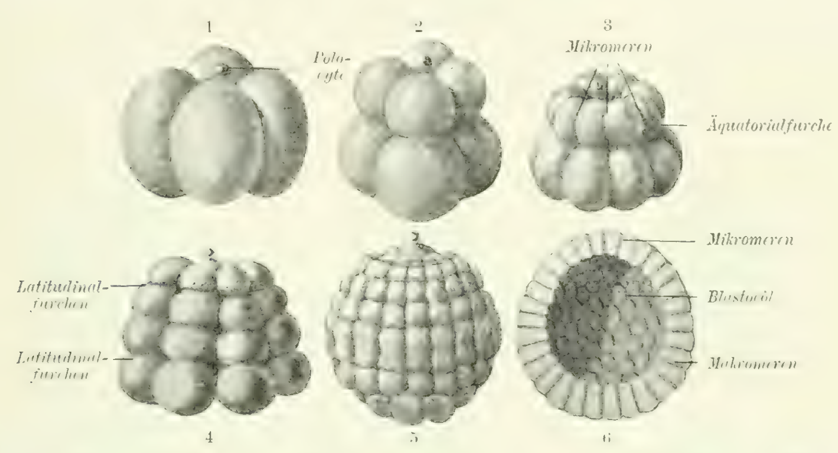


Fig. 20. 1—5 Furchen des Amphioxus lanceolatus, nach Hatschek, in Seitenansicht. 6 im Medianschnitt, nach den Modellen von F. Ziegler. Vergr. ca. 150 : 1.

Zwischen der Innenfläche dieses Sackes und den Kiemenspalten liegt die Peribranchialhöhle, in welche das durch den Mund eingezogene Atemwasser durch die Kiemenspalten gelangt, um dann durch den Abdominalporus abzufließen.

Ein Herz fehlt. Das kontraktile Blutgefäßsystem besteht aus einem ventral am Schlunde nach vorn verlaufenden Gefäß, welches zwischen je zwei Kiemenspalten Bögen abgibt, die sich in der unter der Chorda verlaufenden Aorta vereinigen (Kiemengefäße). Das durch die Aorta im Körper verteilte farblose und sehr zellenarme Blut kehrt dann wieder zu dem ventralen Gefäßstamm, der Subintestinalvene zurück; das aus der Umgebung des Darmes kommende Blut umspült den Leberblindsack und fließt dann erst in die Subintestinalvene. Auch Exkretionsorgane sind in neuester Zeit beschrieben worden.

Die Leibeshöhle erstreckt sich, den Darm enthaltend, auch in den Seitenteilen des Körpers in der Wand des Kiemensackes nach vorn. Dieser Teil der Leibeshöhle enthält die Geschlechtsorgane in Gestalt rundlicher Zellenklumpen, deren dem Cölomepithel zugehörige Zellen sich zu Eiern oder Spermien umbilden.

Die Geschlechter sind getrennt. Die Geschlechtszellen fallen durch Platzen

der Wand der Geschlechtsorgane in den Peribranchialraum, gelangen durch die Kiemenspalten in den Schlund und werden durch den Mund entleert.

Sinnesorgane sind nur als Geruchsgrübchen und Pigmentfleck (Augenrudiment) angedeutet.

In Fig. 20 sind verschiedene Furchungsstadien abgebildet.

Das in der Figur nicht abgebildete Oolemma wird bei der Eiablage von dem Ooplasma abgehoben. In den hypolemmalen Raum dringt Seewasser ein.

Die auf einer etwas abgeplatteten Stelle gelegene Polzelle markiert den Keimpol. An diesem schneidet die erste oder die Primärfurche ein und liefert zwei annähernd kugelförmige Blastomeren, welche sich jedoch noch vor dem Auftreten der zweiten Furche mit abgeplatteten Flächen aneinanderlegen.

Die zweite ebenfalls meridionale Furche kreuzt die erste. Sie heißt Kreuzfurche, halbiert die beiden ersten Blastomeren und liefert damit vier Blastomeren.

Die dritte oder Äquatorialfurche ist, genau genommen, etwas nach dem Keimpol zu verschoben. Sie teilt demnach die vier Blastomeren in vier kleinere animale oder obere und vier größere untere oder vegetative Blastomeren. Die Teilung ist also keine äquale, sondern eine adäquale.

Da sich sämtliche kugelförmige Blastomeren nur tangieren, so bleibt zwischen ihnen am animalen und vegetativen Pol ein Loch, das in eine zentrale Höhe führt.

Weitere zur Äquatorialfurche parallel verlaufende und den Keim der Breite nach teilende Latitudinalfurchen und senkrecht auf diese einschneidende Meridionalfurchen führen zur Bildung eines Zellenhaufens, dessen animale Hälfte sich aus kleineren animalen und dessen vegetative Hälfte sich aus größeren und etwas dotterreicheren vegetativen Blastomeren, Makromeren oder Dotterzellen zusammensetzt.

Die animalen Blastomeren werden nun auch kurz als Mikromeren bezeichnet.

Der Keim gleicht in diesem Entwicklungsstadium etwa einer Maulbeere. Man spricht deshalb auch von einem Morulastadium oder von einer Morula.

Die Öffnungen an beiden Polen schwinden durch engeres Aneinanderschließen der Blastomeren. Zuerst am animalen, später am vegetativen Pole.

Durch die zwischen den Blastomeren gelegenen Spalten ist Seewasser in die schon im Vierzellenstadium vorhandene zentrale, anfänglich kleine, allmählich an Größe zunehmende Furchungs- oder Keimhöhle oder in das Blastocöl eingedrungen.

Parallel der Vergrößerung des Blastocöls flachen sich die durch fortgesetzte Teilungen an Zahl zu-, an Größe aber abnehmenden Blastomeren

durch gegenseitigen Druck ab und begrenzen sich nach außen und innen durch ebene Flächen.

Die Morula wird dadurch zu einer Blase, der Keimblase oder Blastula umgewandelt, deren Wand nun nicht mehr aus kugeligen Blastomeren, sondern aus Epithel und dessen Intercellularsubstanz (Protepithel) besteht. Auch seine Zellen sind am animalen Pole kleiner als am vegetativen.

Gewöhnlich ist die Blastula in etwa fünf Stunden nach der Befruchtung gebildet.

b) Totale inäquale Furchung.

Als Beispiel für diesen Furchungstypus, bei welchem der Größenunterschied zwischen Mikro- und Makromeren noch viel auffälliger wird, kann das leicht zu beschaffende Spermovium der Frösche und Kröten dienen.

Wir erinnern uns, daß in den Spermovien dieser Tiere der Furchungskern in dem dotterarmen Ooplasma des animalen Poles liegt,

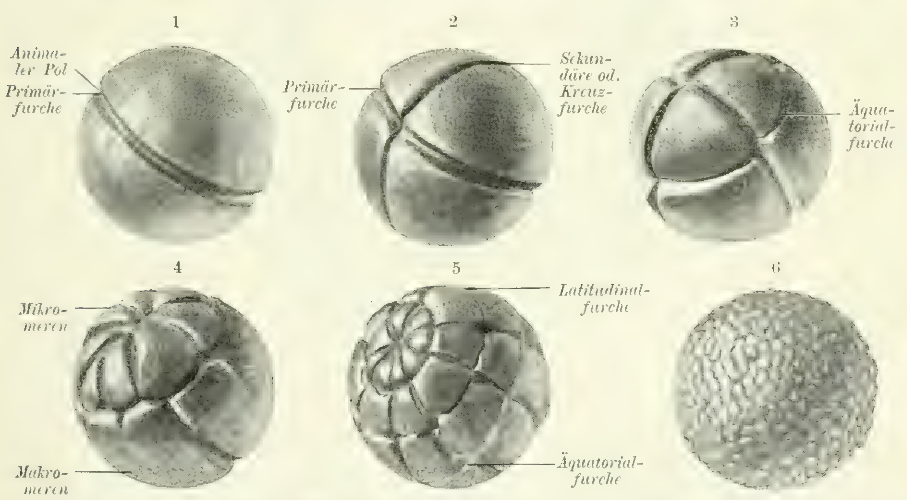


Fig. 21. Furchung von Rana fusca, nach den Modellen von F. Ziegler. 1 = Zweizellenstadium, 2 = Vierzellenstadium, 3 = Achtzellenstadium, 6 = Blastula. Vergr. ca. 15 : 1.

und daß das Ooplasma in der Richtung gegen den Dotterpol bei gleichzeitiger Dotterzunahme an Masse abnimmt.

Die ersten Furchen treten wieder am animalen, den Furchungskern enthaltenden Pole auf. Soweit sie meridional an dem deutlich polar differenzierten Spermovium verlaufen, können sie sich in vollkommen gleichmäßiger Weise parallel den Teilungsvorgängen in den Kernen gegen den Dotterpol zu ausbreiten. Nur schneidet die Primär- und Kreuzfurche in dem sehr dotterreichen Ooplasma gegen den Dotterpol zu langsamer durch als beim Amphioxus.

Die Primärfurche liefert zwei gleich große Blastomeren. Die erste beim Amphioxus lotrechte Teilungsebene fällt aber bei dem Frosche nicht mit der Eiachse zusammen, sondern bildet mit derselben einen Winkel von 45°.

Noch ehe die Primärfurche den Dotterpol vollkommen halbiert hat, tritt senkrecht zu ihr die Kreuzfurche auf und schneidet ebenfalls vom animalen Pol zum vegetativen durch.

Durch diese beiden Meridionalfurchen ist der Keim in vier Quadranten, ähnlich den Schnitzen eines in derselben Weise geteilten Apfels zerlegt (Fig. 21, 2).

Die dritte Furche, die Äquatorialfurche, tritt so viel näher dem animalen Pole als bei Amphioxus auf, daß man sie nicht als

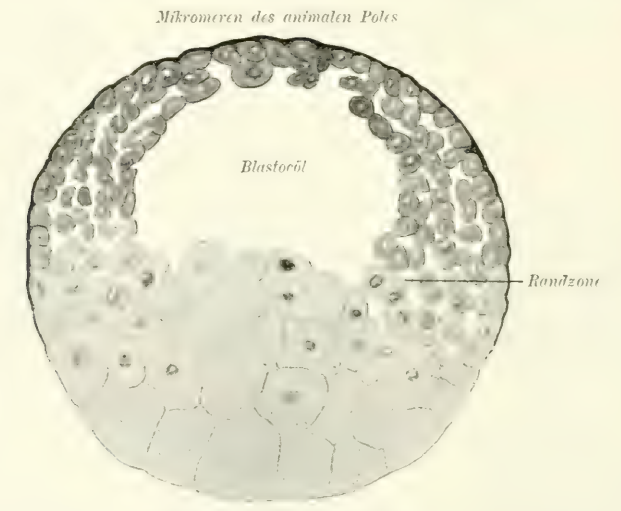


Fig. 22. Sagittalschnitt durch die Blastula des Frosches. Vergr. 30 : 1.

Äquatorialfurche, sondern als erste Latitudinalfurche bezeichnen muß, und liefert wieder acht Blastomeren, vier kleinere animale Mikromeren und vier größere vegetative Makromeren (Fig. 21, 3).

Die vierte und fünfte Teilung vollzieht sich wieder durch Meridionalfurchen, welche die Winkel der schon gebildeten Blastomeren halbieren (Fig. 21, 4).

Dann folgen die zweite und dritte Latitudinalfurche. Sie trennen die durch die erste Latitudinalfurche geschiedene obere und untere Blastomerenschicht wieder in je zwei Schichten. Nun liegt eine Doppelschicht von Mikro- und eine ebensolche von Makromeren oder Dotterzellen vor (Fig. 21, 5).

Mit der Bezeichnung Dotterzellen soll nicht gesagt sein, daß nur die Makromeren Dotter enthalten, sondern daß sie mehr Dotterelemente enthalten als die Mikromeren.

Durch weitere abwechselnd auftretende und durchschneidende Meridional- und Latitudinalfurchen entsteht allmählich die Morula. Ihre obere Hälfte besteht aus Mikromeren, die untere aus Dotterzellen. Zwischen den Mikromeren und Dotterzellen ist aber von Anfang an die Größendifferenz viel auffallender als bei Amphioxus. Mit anderen Worten, die Furchung ist nicht mehr adäqual, sondern inäqual.

Schon im Stadium von acht Blastomeren tritt ein exzentrisches, gegen den animalen Pol zu verschobenes Blastocöl auf, das rasch an Größe zunimmt. Die Dicke der Blastocölwand ist eine ungleiche. Das aus geschichteten dotterärmeren, pigmentierten Mikromeren bestehende Dach des Blastocöls geht kalottenartig in die dotterreichen, aber pigmentärmeren Makromeren, welche den Boden des Blastocöls bilden, über.

Die schon bei der Amphioxusblastula bemerkbare ungleiche Dicke der Blastulawand (Fig. 22) ist bei der Froschblastula noch viel auffallender.

Sich selbst überlassen richtet die Amphibienblastula im Wasser, da ihre schwereren, dotterreichen Makromeren den leichteren, dotterärmeren Mikromeren gegenüber wie ein Gesenke wirken, den animalen Pol stets nach oben.

Zweiter Modus.

Partielle Furchung, diskoidaler und inäqualer Furchungstypus.

Als Beispiel für diesen Furchungstypus diene das Vogelei.

Mehr als das leicht zu beschaffende, aber sehr wenig günstige Hühnerei empfehlen sich Sperlings-, Dohlen- und Stareier oder Reptilieneier (Eidechse) als klare Objekte zum Studium dieses Furchungstypus und der ersten Entwicklungsvorgänge.

Die Furchung verläuft im unteren Teile des Eileiters und Uterus gleichzeitig mit der Bildung der sekundären Eihüllen.

Die vollkommene polare Differenzierung infolge umfangreicher Dotteranhäufung führt zur Abgrenzung des Ooplasmas am animalen Pole in Gestalt einer flachen Scheibe, der Keimscheibe, auf der Dotterkugel (Fig. 5 S. 12). Durch die Scheibenform des Ooplasmas wird der Verlauf der Furchen abgeändert. Die an dem kugelförmigen Froschkeim beschriebenen Meridionalfurchen werden in der Keimscheibe zu vertikal einschneidenden Radiär-, die Äquatorial- und Latitudinalfurchen werden zu Zirkulärfurchen. Die beiden ersten Furchen, die Primär- und Kreuzfurche, stehen im Hühnerkeim etwas exzentrisch und zerlegen die Keimscheibe wie bei den Amphibien in Quadranten. Sie scheiden aber diese Quadranten nicht wie beim Froschei vollkommen, sondern nur im zentralen Gebiete der Keim-

scheibe. Die peripheren Teile der vier Blastomeren bleiben noch einige Zeit mit dem ungefurchten Keim in Zusammenhang (Fig. 23).

Nun treten den Meridionalfurchen des Froschkeimes entsprechende Radiärfurchen auf und teilen die zwischen den Winkeln der Kreuzfurche gelegenen Blastomerenkanten.

Darauf werden die zentralen Blastomerenkanten von einer Zirkulärfurche abgetrennt, welche der Äquatorialfurche des Froschkeimes entspricht.

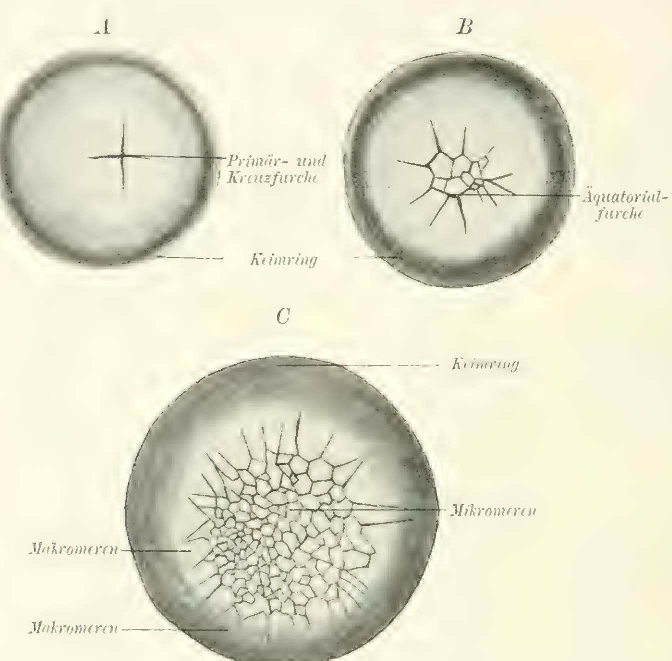


Fig. 23 A, B, C. Furchung des scheibenförmigen Keimes des Huhnes, nach Kölliker. Flächenbild des Keimes vom animalen Pole her betrachtet. Die peripher vom Keimwall oder Keimring befindliche Dotterkugel ist nicht gezeichnet. Schwache Vergrößerung.

So liefert auch die partielle Furchung eine Mosaik zentraler Mikromeren und peripherer Makromeren, die noch einige Zeit mit dem noch ungeteilten Ooplasma der Keimscheibe zusammenhängen.

Durch immer neue Radiär- und Zirkulärfurchen wird die Keimscheibe in immer zahlreichere und an Größe abnehmende Blastomeren zerklüftet.

Gleichzeitig mit der Sonderung des Keimes in flächenhaft nebeneinander liegende Blastomeren vollzieht sich auch eine solche in der Dicke der Keimscheibe in tangentialer Richtung. Sie führt zur Teilung in übereinanderliegende Blastomeren. Jene wird durch horizontale Teilungsspindeln mit vertikalen Teilungsebenen, diese durch senkrechte Spindeln mit horizontalen Teilungsebenen bedingt (Fig. 24).

In senkrechten Schnitten durch sich furchende Keime erkennt man ferner (Fig. 25 *A*), daß auch die tiefsten Blastomeren ebenso wie die Randblastomeren noch mit dem ungeteilten Ooplasma der Keimscheibe zusammenhängen. Gleichzeitig treten an der Grenze von Keim und weißem Dotter mit Flüssigkeit gefüllte Vakuolen, die Dottervakuolen, als Zeichen der Verflüssigung des Dotters auf.

Durch die tangentialen Teilungen schichten sich die Blastomeren. Die Keimscheibe wird zu einem flachen Zellenklumpen, den man als eine abgeflachte Morula betrachten muß.

In dieser teilen sich nicht nur die peripheren, sondern auch die tiefen Blastomeren langsamer, weil sie Elemente des weißen Dotters aufnehmen und so zu Dotterzellen werden. Sie entsprechen den dotterreichen Zellen am vegetativen Pole der Amphibienmorula.

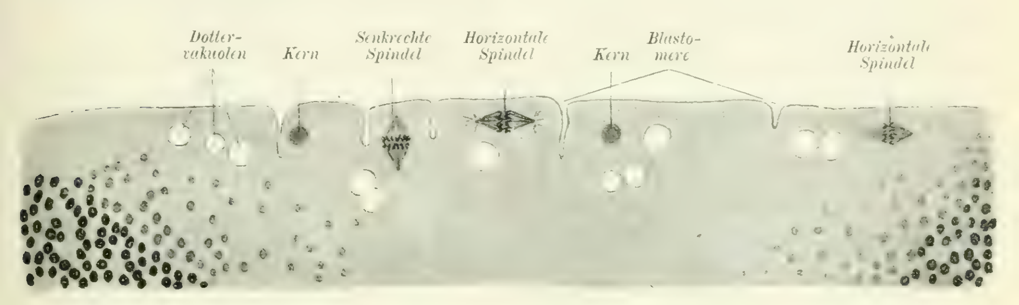


Fig. 24. Senkrechter Schnitt durch die sich furchende Keimscheibe des Huhnes etwa im Stadium von Fig. 23 *B*. Halbschematisch, mit Benutzung einer Figur von Duval.

So vollzieht sich allmählich eine Sonderung in eine oberflächliche, epithelial sich ordnende Mikromerenlage, unter welcher eine Schicht von Dotterzellen liegt. Die zwischen den Zellen gelegenen Spalten fließen allmählich zu der auch die beiden Zellenlagen trennenden Furchungshöhle oder dem Blastocöl zusammen, das namentlich zwischen den tieferen Dotterzellen und dem Dotter eine große Spalte bildet. Sie enthält Flüssigkeit und weiße Dotterkugeln. Dieses Entwicklungsstadium entspricht der Blastula der Amphibien. Nun breitet der sich furchende Keim sich immer weiter in der Fläche aus. Er scheidet sich in eine geschlossene, obere epitheliale und in eine untere Schicht. Diese besteht aus strangartig aneinander geordneten Dotterzellen, denen sich vom Boden des Blastocöls gelieferte weitere Blastomeren anschließen (Fig. 25 *A*).

Im Boden des Blastocöls und im Keimwall bemerkt man nämlich schon im Morulastadium bei Vögeln und noch zahlreicher bei Reptilien (Fig. 57) Kerne, deren Gesamtheit man als Dottersyncytium bezeichnet. Man kann ein kernärmeres, zentrales und ein kernreicheres Randsyncytium unterscheiden. Diese Kerne sind bei der Furchung

schon im Morulastadium an die Grenze des Dotters oder in diesen selbst hineingeraten, vermehren sich noch einige Zeit durch Teilung, umgeben sich mit dotterhaltigem Plasma und schnüren sich knospen-

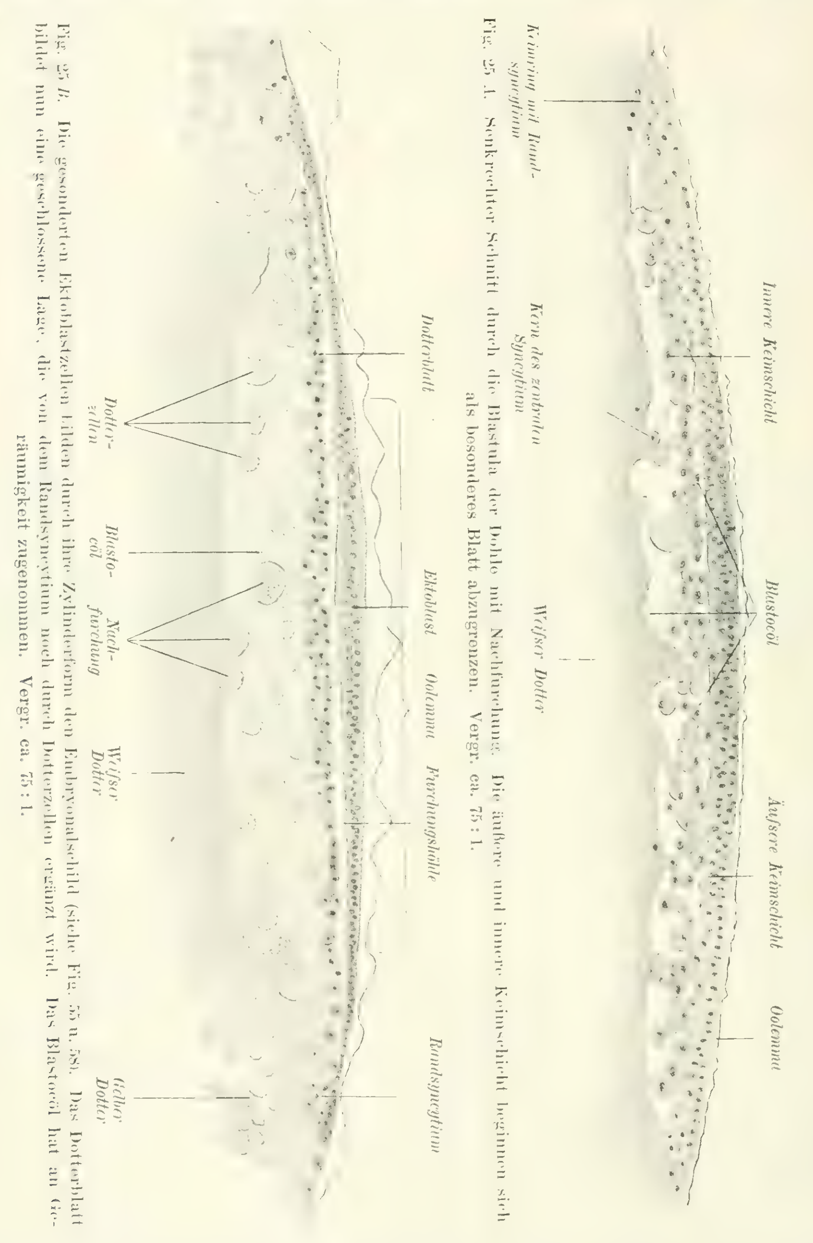


Fig. 25 A. Senkrechter Schnitt durch die Blastula der Dohle mit Nachfurchung. Die äußere und innere Keimschicht beginnen sich als besonderes Blatt abzugrenzen. Vergr. ca. 75 : 1.

Fig. 25 B. Die gesonderten Ektoblastzellen bilden durch ihre Zylinderform den Embryonalschild (siehe Fig. 55 u. 58). Das Dotterblatt bildet nun eine geschlossene Lage, die von dem Randsyncytium noch durch Dotterzellen ergänzt wird. Das Blastocöl hat an Geräumigkeit zugenommen. Vergr. ca. 75 : 1.

förmig in das Blastocöl vorspringend von der tiefsten, dem weißen Dotter aufliegenden Keimlage ab. Sie gesellen sich dann den Zellen des Dotterentoblasts bei.

Die Bildung von Dotterzellen seitens des Dottersyncytiums bezeichnet man als Nachfurchung.

Das Dottersyncytium spielt eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung des Dotters und bei der Ernährung des sich entwickelnden Keimes. Bei den Amphibien liegt der Dotter von Anfang an diffus im Ooplasma und bei der Furchung in den Blastomeren. Bei den meroblastischen Eiern muß derselbe erst in die aus der Keimscheibe abgefurchten und namentlich in die bei der Nachfurchung gelieferten Blastomeren zur Ernährung des Keimes aufgenommen werden.

Die Furchung ist beendet, wenn keine neuen Dotterzellen mehr durch die Nachfurchung geliefert werden.

Der flache hautartige Keim heißt dann Blastoderm oder Keimhaut. Diese besteht aus einer oberen, durchscheinenden Epithelschicht, welche uhrglasförmig mit zugeschärftem Rande auf dem verdickten Ringe weißen Dotters, der das Randsyncytium enthält, dem Keimring oder Keimwall ruht. Unter ihr ordnen sich die Dotterzellen zuerst zu netzförmigen Zellsträngen und dann zu einem geschlossenen Blatte, dem Dotterblatte (Fig. 25 *B*). Es umwächst, wie die äußere Schicht, den Dotter, mit dessen Aufnahme und Verarbeitung es betraut ist. Das Dotterblatt entspricht dem Dotterzellklumpen am Boden des Blastocöls der Amphibienblastula, ist aber, da der Dotter ursprünglich nicht in den Zellen, sondern unter ihnen gelegen ist, flächenartig angeordnet. Am gelegten und kurze Zeit bebrüteten Vogelei sind beide Blätter stets vorhanden. Man erkennt bei Betrachtung der Keimhaut von oben her das Blastoderm als rundes durchscheinendes Feld. Dieses wird als heller Fruchthof oder Area pellucida bezeichnet. Es wird umschlossen von einem undurchsichtigen, durch den Keimwall bedingten Ring, dem dunkeln Fruchthofe oder der Area opaca (Fig. 56).

Medianschnitte durch die Keimhaut und den Dotter zeigen deutlich die äußere Zellschicht und das Dotterblatt (Fig. 25 *B*). Zwischen beiden bemerkt man, wie beim abgefurchten Amphibienkeim, den spaltförmigen Rest der Furchungshöhle und zwischen Dotterblatt und Dotter das mit Flüssigkeit erfüllte Blastocöl (Fig. 57).

Wie das Vogelei furchen sich auch die dotterreichen Eier der Selachier, Knochenfische, Reptilien und der eierlegenden Säugetiere (Schnabeltier und Ameisenigel).

Dritter Modus.

Äquale Furchung der viviparen Säugetiere. Totaler und äqualer Furchungstypus nach Dotterverlust.

Bei den viviparen oder lebendig gebärenden Säugetieren nimmt die Größe der Eizellen durch den mehr oder minder bedeutenden Verlust an Dotter bedeutend ab. Die Furchung wird damit total und äqual.

Nach Teilung des Spermoviums durch die senkrecht auf die erste Furchungsspindel einschneidende Primärfurche in zwei gleichgroße Blastomeren (Fig. 26 *A* u. *B*) treten nach kurzer Ruhepause weitere Teilungen ein (Fig. 27 *A* u. *B*), und es entsteht, ohne daß man Meridional-, Äquatorial- und Latitudinalfurchen scharf unterscheiden kann, die Morula (Fig. 27 *B*).

Da die Teilungen nicht synchron an allen Blastomeren verlaufen, findet man häufig helle größere, zur Teilung sich anschickende Blastomeren neben kleineren dunkleren, durch eine eben abgelaufene Teilung gelieferten. In der fertigen Morula der Säugetiere (Fig. 28 *A*) sind alle nicht in Teilung befindlichen Zellen nahezu gleichgroß, aber viel kleiner als das Spermovium. Sie messen bei dem Kaninchen nur etwa 20—45 μ gegenüber dem Spermovium von 180—200 μ.

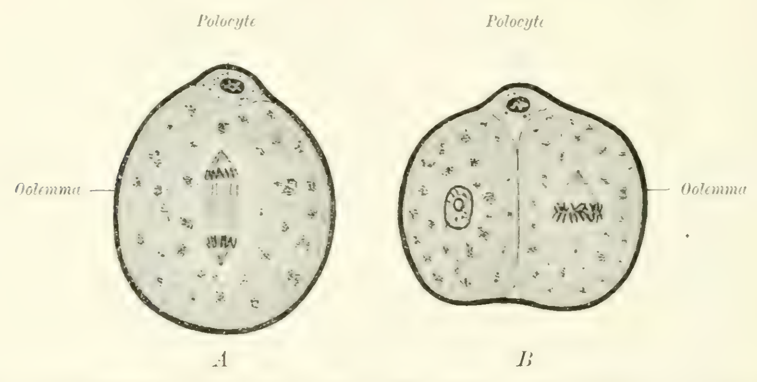


Fig. 26. *A* Furchungsspindel und *B* Primärfurche des Mäusespermoviums, nach Sobotta. Vergr. 500:1.

Zwischen den Blastomeren der Morula bestehen, wie in jedem Kugelhaufen, schon sehr früh kleine, interzelluläre, mit Flüssigkeit gefüllte Lücken. Sie fließen schließlich zu dem Blastocöl oder zu der Furchungshöhle zusammen, und es entsteht so eine aus einer einfachen Zellwand gebildete Blase, die Keimblase oder Vesicula blastodermica. Ihr liegt an dem animalen Pole ein knopfartig in das Blastocöl hervorragender Blastomerenrest an. Dieser, der Embryonalknoten, ist die erste Anlage des Keimlings oder des Embryos (Fig. 28 *C*). Die Keimblase darf nicht mit der Blastula des Amphioxus, welche in ihrer Totalität zum Embryo wird, identifiziert werden. Sie muß vielmehr mit der Keimhaut der Reptilien und Vögel verglichen werden, wenn diese, was allerdings der großen Dotterkugel halber viel später eintritt, den Dotter gänzlich umwachsen hat und an ihrem animalen Pole den Embryo trägt.

Die Zellen der Keimblasenwand begrenzen sich peripher durch nahezu ebene, nach innen zunächst noch durch etwas konvexe Flächen

und passen sich durch ebene Flächen aneinander. Die Keimblasenwand besteht also aus Epithel (Fig. 28 *B* u. *C*).

Die Furchung beginnt und verläuft in der Regel im Eileiter.

Der Regel nach wird die Säugetierkeimblase erst im Uterus aus-

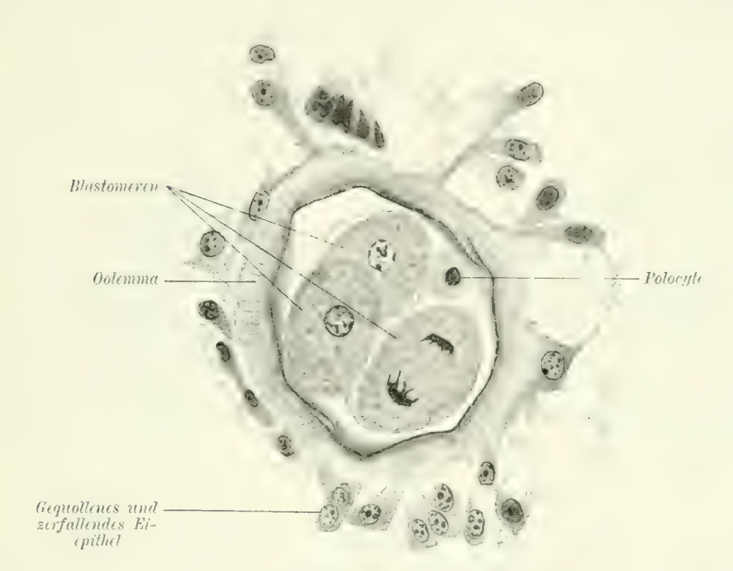


Fig. 27 *A*. Sich furchender Keim des Igels mit drei Blastomeren, davon die unterste in Teilung. Vergr. ca. 750 : 1.

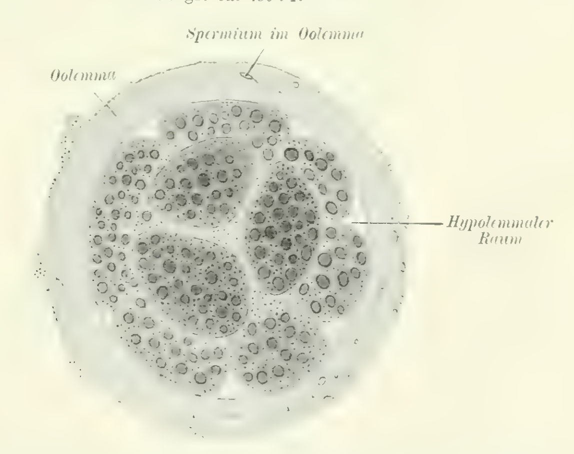


Fig. 27 *B*. Sich furchender Katzenkeim (Morulastadium). Vergr. ca. 360 : 1.

gebildet und besitzt im Stadium des Embryonalknotens eine Größe von $^5/_4$—2 mm (Kaninchen, Schaf, Schwein, Hund).

Die Zeit, welche die Keime zur Passage durch den Eileiter brauchen, ist nur bei wenigen Säugetieren bekannt. Bei der Maus gelangt der Keim schon am dritten Tage nach der Begattung in den Uterus und

besteht dann meist aus 32 Blastomeren. Bei der Hündin fand ich schon 8—10 Tage nach dem Belegen Keimblasen im Uterus. Auch bei Schaf und Schwein vermißte ich am 12.—15. Tage nach der Begattung die Keimblasen nie im Uterus. Der Keim des Meerschweinchens dagegen und anderer Nager (Zieselmaus) besteht, im Uterus angekommen, nur aus wenigen Blastomeren und furcht sich da noch

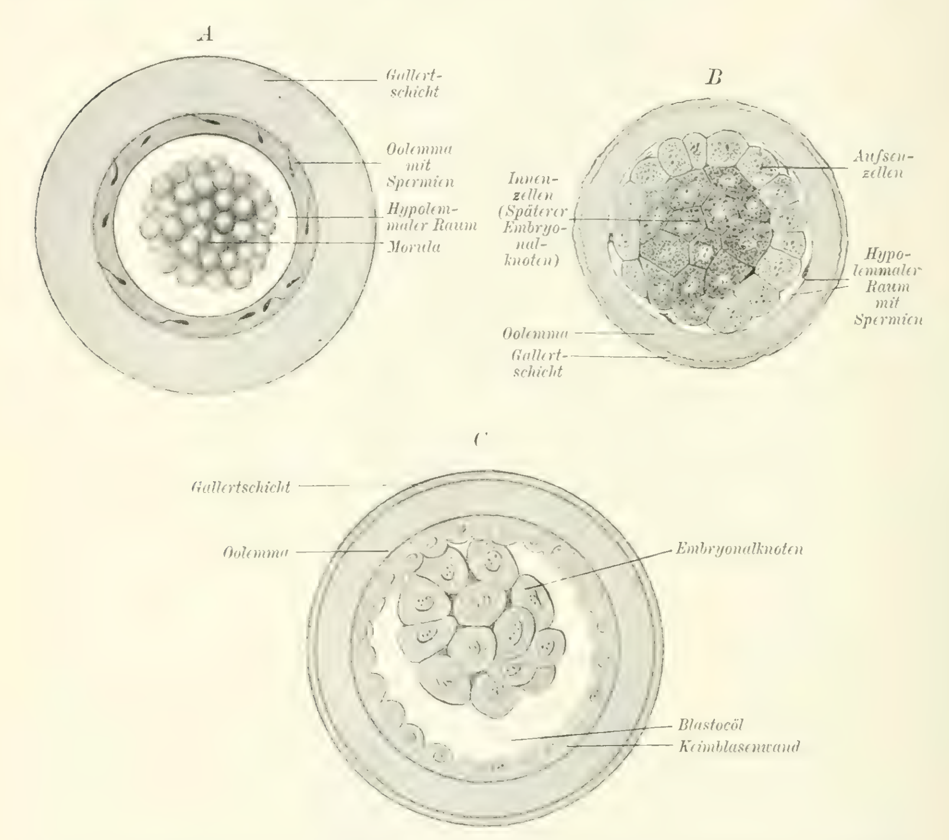


Fig. 28. *A* Morula des Kaninchens, Seitenansicht, *B* Etwas ältere Morula des Kaninchens im optischen Durchschnitt, *C* Keimblase des Kaninchens mit Embryonalknoten im Durchschnitt, nach van Beneden, aber mit z. T. anderer Deutung und Bezeichnung.

weiter. Bei der Passage durch den Eileiter wird das gequollene und gelockerte Eiepithel abgestreift (Fig. 27 *A*). Das Oolemma wird entweder schon im Eileiter aufgelöst (Maus), oder es besteht namentlich bei Abscheidung einer Gallertschicht noch kürzere oder längere Zeit an der Keimblase im Uterus (Kaninchen, Hund, Katze, Pferd).

Vom Menschen ist bis jetzt weder ein Furchungs- noch Keimblasenstadium mit Embryonalknoten bekannt.

Experimentelles über die Furchung.

Man hat in neuester Zeit eine Reihe wichtiger, die Furchung betreffender Fragen experimentell zu lösen versucht. Dazu sind namentlich die leicht zu beschaffenden Amphibieneier, speziell die des Frosches, verwendet worden.

An der aus dem Ovarium getretenen Eizelle sind der animale, pigmentierte und der pigmentfreie, vegetative Pol leicht zu unterscheiden. Außerdem bildet sich im animalen Pole die erste und zweite Reifespindel. Man kann den animalen Pol mit dem vegetativen durch die Eiachse verbinden und erkennt dann die polare Differenzierung der Eizelle. Aber eine Medianebene, welche der des zukünftigen Embryos entspricht, scheint vor der Befruchtung im Ei noch nicht ausgebildet zu sein.

Bei der Befruchtung dringt das Spermium an einer Seite des animalen Poles ein. Sein Weg, die Spermien- oder Befruchtungsbahn, wird durch einen Pigmentstreifen markiert, den das eindringende Spermium gleichsam in den Keim hereinzieht (Fig. 9). Die durch diese Spermien- oder Befruchtungsbahn gelegte Ebene heißt Befruchtungsebene. Da zu ihr die erste Teilungsspindel senkrecht steht, muß bei normaler Entwicklung die erste Teilungsebene mit der Befruchtungsebene zusammenfallen.

Das helle Dotterfeld am vegetativen Pol vergrößert sich etwa drei Stunden nach der Besamung nach einer Seite hin bis zum Äquator. Diese höchste Stelle des Dotterfeldes liegt der Eintrittsstelle des Spermiums gegenüber.

Nach Angabe mancher Autoren soll die Medianebene des Embryos annähernd mit der ersten Furchungsebene zusammenfallen, also wohl durch die Befruchtungsebene bestimmt werden.

Die Gastrulaeinstülpung (siehe Fig. 29 u. 39) beginnt an der der Eintrittsstelle des Spermiums gegenüberliegenden Seite dicht unter dem Äquator der Blastula.

Die Kreuzfurche sondert, nachdem durch die erste Furche die bilaterale Symmetrie des Embryos angebahnt wurde, das Material für Rücken und Bauchregion.

Man könnte nun aus diesen Angaben schließen, daß die ersten vier Blastomeren selbst schon qualitativ verschieden seien, wie die später aus ihnen hervorgehenden Organe und Systeme. Es würde dann die spätere Verschiedenartigkeit der Organe schon in ihrer Anlage durch Verschiedenheiten in den einzelnen Blastomeren vorbereitet sein. Der Embryo selbst wäre der Anlage nach schon im Ei präformiert. In derselben Weise müßte auch jedes aus der Keimscheibe des Hühnchens und der Meroblastier hervorgehende Organ in irgendeinem räumlich bestimmten Bezirk der Keimscheibe seine vorgebildete Anlage haben (Prinzip der organbildenden Keimbezirke). Tatsächlich läßt sich aber höchstens nachweisen,

daß der sich rascher furchende, vorwiegend aus Mikromeren bestehende Teil der Keimscheibe zur hinteren Körperhälfte umgebildet wird. (Nimmt man den stumpfen Pol eines Hühnereies in die linke, den spitzen in die rechte Hand, so fällt eine Senkrechte auf die beide Pole verbindende Linie zusammen mit der Längsachse des späteren Embryonalkörpers. Das spätere Kopfende des Embryos ist dem das Ei Haltenden ab-, das spätere Schweifende aber zugekehrt.

Das Experiment an den sich furchenden Keimen niederer Tiere zeigt ferner, daß die Trennung der beiden ersten Blastomeren nicht immer zur Entwicklung eines rechten und linken Halbembryos zu führen braucht. Jedes Teilstück kann bei gewissen Tieren sich weiter furchend, je einen entsprechend kleineren Embryo liefern. Bei manchen Wirbellosen, auch beim Amphioxus lassen sich solche Teilungen bis in das 8—16-Zellenstudium des gefurchten Keimes fortsetzen und ergeben dann ebensoviele Zwerglarven oder -Embryonen.

Im übrigen ist der Erfolg und die Deutung der an den Keimen von Wirbellosen und Wirbeltieren vorgenommenen chemischen, thermischen und mechanischen experimentellen Eingriffe vielfach so verschieden und vieldeutig, daß hier auf diese interessanten Fragen nicht in Kürze eingegangen werden kann.

Die naheliegende Vermutung, daß die Schwerkraft den Verlauf der Furchen beeinflusse, hat sich nicht als stichhaltig erwiesen. Die Schwerkraft beeinflußt zwar z. B. im Froschei die Anordnung des Dotters und Ooplasmas, sofern dieses bei allen experimentellen Lagerungen des Eies sich stets wieder an dem animalen Pol auf dem spezifisch schwereren Dotter ansammelt, aber nicht direkt den Teilungs- oder Furchungsvorgang als solchen.

Rotiert man befruchtete Froscheier so schnell auf einer Scheibe, daß die Zentrifugalkraft stärker als die Schwerkraft auf das Ei wirkt, so kann man das Ooplasma vom Dotter scheiden, auf den animalen Pol konzentrieren und die totale Furchung an dem sonst holoblastischen Ei in eine partielle umwandeln.

Angebliche parthenogenetische Furchung bei Wirbeltieren.

Bis in die neueste Zeit herein bestand die vielverbreitete Ansicht, daß sich auch die Eier der Wirbeltiere und des Menschen entweder noch im Ovar oder nach der Ovulation in den ausleitenden Organen wie die mancher Wirbelloser ohne Befruchtung, also parthenogenetisch, teilen und wechselnd weit entwickeln könnten. Ich habe unter kritischer Sichtung des vorliegenden Materiales gezeigt, daß es sich um Fragmentierungen zugrunde gehender ganzer unbefruchteter holoblastischer Eier oder Keimscheiben handelt. Mit einer regelrechten Furchung dürfen diese Fragmentierungen aber nicht verwechselt werden. In anderen Fällen handelt es sich um überreife und deshalb schlecht befruchtete oder durch geschwächte Spermien befruchtete Eier, die zwar die Furchung beginnen, aber sehr bald absterben. Es gibt keine Parthenogenesis der Wirbeltiere.

II. Die Gastrulation und die Keimblätter.

Durch Einstülpung der Blastula am vegetativen Pole entsteht bei den Chordaten und Wirbeltieren aus der ursprünglichen Hohlkugel ein doppelwandiger Becher mit weitem Zugange, die Darm- oder Becherlarve oder die Gastrula, eine für die weiteren embryonalen Sonderungen wichtige Entwicklungsform. Nach der Einstülpung behält der

nicht eingestülpte Teil der Blastula seine ursprünglichen Beziehungen zur Außenwelt bei. Der eingestülpte Teil jedoch ändert seine Leistung und übernimmt die Verdauung der in die Höhle des Bechers hereingeratenen Nahrungsbestandteile. Er wird nun als inneres Keimblatt oder Entoblast von dem äußeren Keimblatt oder Ektoblast unterschieden. Zwischen beiden liegt der spaltenförmige Rest des Blastocöls. Die vom Entoblast umschlossene Höhle der Darmlarve heißt Urdarm. In den Urdarm führt der Urmund, durch welchen die Nahrung eingeführt und das Unverdauliche wieder entfernt wird. Der Urmund ist also auch gleichzeitig Urafter. Die Gastrulation führt also auf sehr einfache Weise zur Scheidung in zwei primäre Keimblätter, die als äußere Hautschicht und als Darmblatt getrennt im Umkreise des Urmundes aber durch Umschlag zusammenhängen (Fig. 29).

Die Darmlarve findet sich in fast allen Kreisen der Wirbellosen als freilebende Entwicklungsform und steht bei den Cölenteraten sogar dem ausgebildeten Tier sehr nahe. Aber auch bei den Wirbeltieren wird das Gastrulastadium, wenn auch vielfach in recht verwischter Form, durchlaufen und führt auch bei ihnen zur Sonderung der Keimblätter. Die Gastrula ist also eine ebenso weitverbreitete als wichtige Entwicklungsform. Durch den wechselnden Dottergehalt der verschiedenen Eizellen wird die ursprünglich sehr einfache und klare Art der Gastrulation durch Einstülpung (Invagination) mehr oder minder, oft fast bis zur Unkenntlichkeit verwischt und schließlich bei den höheren Wirbeltieren ganz rudimentär. Aber bis herauf zum Menschen sind die Spuren dieses fundamentalen Vorganges nachweisbar. Über die Einzelheiten des Gastrulationsprozesses gehen die Anschauungen der Autoren noch zum Teil sehr weit auseinander. Ihr Bestehen und ihre Bedeutung für die Bildung der Keimblätter wird aber wohl ausnahmslos anerkannt.

Unter einem Keimblatt versteht man die flächenhafte oder blattartige Anordnung embryonaler Zellen zur hautartigen Begrenzung der Ober- und Innenfläche des Embryos, sowie seiner Leibeshöhle und seiner Hüllen.

Man unterscheidet, streng genommen, eigentlich nur zwei Keimblätter, nämlich:

1. das äußere Keimblatt, den Ektoblast, und
2. das innere Keimblatt, den Entoblast.

Beide zusammen werden als primäre Keimblätter dem

3. dritten, später auftretenden, zwischen Ektoblast und Entoblast gelegenen sekundären Mittelblatte oder Mesoblast gegenüber bezeichnet.

Aus den Keimblättern gehen die einzelnen Gewebe, Organe und Apparate nicht nur des Embryos selbst, sondern auch die seiner

Hüllen und Anhänge dadurch hervor, daß sich die Keimblätter histologisch und morphologisch differenzieren.

Dies geschieht einmal durch ungleiches Wachstum. Infolge ungleicher Zellenvermehrung durch Teilung kommt es zu Verdickungen, Faltenbildungen, Aus- und Einstülpungen an den anfänglich dünnen und flachen Keimblättern, sowie zu Spaltungen ursprünglich einheitlicher und zu Verwachsungen anfänglich getrennter Teile. All das führt zu immer komplizierteren Formen des anfangs sehr einfach gebauten Embryos und seiner Anhangsbildungen.

Gleichzeitig ändern auch die ursprünglich — wenigstens für unser Auge — ziemlich gleichartigen Zellen der Keimblätter ihre Form und Struktur zur Übernahme neuer und immer komplizierterer physiologischer Leistungen, und es entstehen Verbände gleichartiger Zellen zu gleichartiger Leistung, die Gewebe. Diese verbinden sich dann zur Übernahme noch verwickelterer Leistungen zu Organen und diese endlich zu Apparaten und Systemen.

Die Entwicklung des Embryos zerfällt also in die Entwicklung der Gewebe oder die Histogenese und die Entwicklung der Organe oder die Organogenese.

Früher faßte man jedes Keimblatt als histologisches Primitivorgan auf. Aus jedem Keimblatte sollten nach dieser Meinung ganz bestimmte und spezifische Gewebe und Organe hervorgehen. In neuerer Zeit aber machen sich gestützt auf vergleichend embryologische Untersuchungen Einwendungen gegen diese Auffassung insofern mit Recht geltend, als man fand, daß ein und dasselbe Gewebe nicht nur bei Tieren verschiedener Klassen, sondern auch bei ein und derselben Art von verschiedenen Keimblättern geliefert werden kann (z. B. bei den Säugern glatte Muskulatur aus dem Ektoblast und Mesoblast; Epithel sowohl von den beiden epithelial angelegten primären Keimschichten als auch vom Mesoblast u. a. m.).

Wenn nun auch nach dieser Anschauung, zu welcher ich mich auf Grund eigener Untersuchungen ebenfalls bekennen muß, die Keimblätter die Fähigkeit, spezifische Gewebe aus sich herauszubilden, nicht in dem früher angenommenen Umfange besitzen und dadurch ihrer Bedeutung als histologische Primitivorgane im früheren Sinne beraubt werden, so läßt sich doch immerhin ein ungefährer Überblick über die Herkunft der Gewebe aus den einzelnen Keimschichten geben, der ein Zurechtfinden des Anfängers erleichtert.

1. Der Ektoblast liefert:
   a) die Epidermis mit ihren Anhangsorganen (Hornschuppen, Federn, Haaren, Hufen, Nägeln, Krallen, Klauen, Hornscheiden der Hohlhörner);
   b) die gesamten Epithelien der Mundhöhle und des Endstücks

des Mastdarmes (des Mund- und Afterdarmes), Epithel des Scheidenvorhofes und der Harnröhre;

c) die Epithelien der gesamten Hautdrüsen sowie der eigenen und Anhangsdrüsen der Mund- und Nasenhöhle, nebst dem vorderen Lappen der Hypophyse;

d) den Schmelz der Zähne;

e) das gesamte Nervensystem inkl. Sympathicus, die Stützsubstanz des Zentralnervensystems (Neuroglia) und das Ependym; die Neuroepithelien der Sinnesorgane und die Pigmentschicht der Netzhaut;

f) die Linse des Auges und ihre Basalhaut;

g) den kaudalen Teil des primären Harnleiters und damit das Epithel der Harnleiter und der bleibenden Niere(?);

h) die eigene glatte Muskulatur der Knäueldrüsen der Haut und die glatte Muskulatur der Iris;

i) das Epithel des Amnion und des amniogenen Chorions.

2. Der Entoblast (Protentoblast + Dotterblatt):

a) das gesamte Epithel des Darmkanals (mit Ausschluß des Mund- und Afterdarmes);

b) das Epithel der eigenen Drüsen des Darmes und seiner großen Anhangsdrüsen (Bauchspeicheldrüse, Leber, Schilddrüse, Thymus);

c) das Epithel des Respirationsapparates (des Kehlkopfes, der Luftröhre, Bronchien und Lungen);

d) die Chorda dorsalis;

e) das Epithel der Harn- und Nabelblase, sowie der Allantois.

3. Der Mesoblast liefert:

a) das zwischen den beiden primären Keimschichten wuchernde Stütz- und Füllgewebe, welches sich sehr früh scheidet in:

α) die gesamte Bindesubstanz des Körpers (Bindegewebe, elastisches Gewebe, Fettgewebe, Knorpel, Knochen, Zahnbein), die Lymphknoten, sämtliche Arten von Leukocyten;

β) durch Spaltbildungen die Wände des Cöloms, der Gelenkhöhlen, Schleimbeutel, Subarachnoideal und Subduralräume; ferner der Lymph- und Blutgefäße;

b) alle Epithelien dieser Spalträume; die roten Blutzellen;

c) die gesamte glatte Muskulatur (mit Ausnahme derjenigen der Knäueldrüsen der Haut und der Irismuskulatur) sowie die Muskulatur des Herzens;

d) die gesamte quergestreifte Muskulatur;

e) das Epithel der Vorniere, Urniere und der vordere Teil des primären Harnleiters; das Epithel der Keimstöcke (Hoden, Eierstöcke) sowie ihrer Ausführungsgänge (mit Ausschluß des kaudalen Endes des primären Harnleiters).

Am klarsten ist die Gastrulation mit ihren Folgezuständen bei dem Lanzettfischchen, dem Amphioxus lanceolatus. Ihre Schilderung bietet eine Einführung in das Verständnis der verwickelteren Verhältnisse bei den Wirbeltieren.

1. Die Gastrulation und Keimblattbildung des Amphioxus (Branchiostoma).

Die epitheliale Blastula des Amphioxus flacht sich am vegetativen Pole ab und stülpt sich nach dem Blasenzentrum ein, wie man die Wand eines hohlen Gummiballes mit dem Nagelglied des Daumens einstülpen kann. Richtiger ausgedrückt wird der Rand der abgeflachten Delle durch rege Zellvermehrung in der konvexen Kuppe über die Delle vorgeschoben. Je mehr die Einstülpung an Tiefe zunimmt, eine um so engere Spalte wird die Keimhöhle oder das Blastocöl. Schließlich liegt der eingestülpte Teil der Keimblase der nicht eingestülpten Wand unter völliger Verdrängung des Blastocöls dicht an. Es ist nun eine doppelwandige Schale mit ursprünglich weiter, später sich verengender Öffnung, die Darmlarve oder Gastrula, entstanden. Ein weiter Urmund, das Prostoma, führt in den zentralen, von dem epithelialen Innenblatte begrenzten sackförmigen Urdarm oder in das Archenteron (Fig. 29).

Aus der die Urdarmwand bildenden Zelltapete gehen nämlich, außer dem Epithel des späteren Darmkanals, noch andere wichtige Organanlagen hervor. Man bezeichnet deshalb die Urdarmhöhle auch besser als Darmleibeshöhle oder Cölenteron.

Die beiden Epithelschichten des Doppelbechers sind die beiden primären Keimblätter. Die äußere Schicht ist das äußere Keimblatt oder der Ektoblast, die innere, das innere Keimblatt oder der Entoblast. Beide Keimblätter übernehmen verschiedene Leistungen.

Das äußere Keimblatt dient nicht nur als Körperbedeckung, sondern auch durch Ausbildung von (in den Figuren nicht abgebildeten) Flimmerhaaren als Bewegungsorgan im Wasser. Außerdem bilden sich aus ihm unter dem Einfluß äußerer Reize das Nervensystem und die, bei Amphioxus freilich noch sehr primitiven, Sinnesorgane.

Das innere Keimblatt verarbeitet die durch den Urmund in das Cölenteron gelangten Nahrungsstoffe und sondert sich in das eigentliche Darmepithel, in die Chordaanlage und in die Mesoblastfalten.

Doch ist weder der Urdarm dem Darme noch der Urmund dem Munde des erwachsenen Tieres gleichwertig. Der

Urmund schwindet nach verhältnismäßig kurzem Bestand bis auf einen kleinen Rest, der zum bleibenden After wird. Der bleibende oder sekundäre Mund bildet sich viel später und an einer ganz anderen Stelle. Vom Urdarm wird nach Bildung des Mittelblattes nur ein Teil in das Epithel des bleibenden Darms umgewandelt.

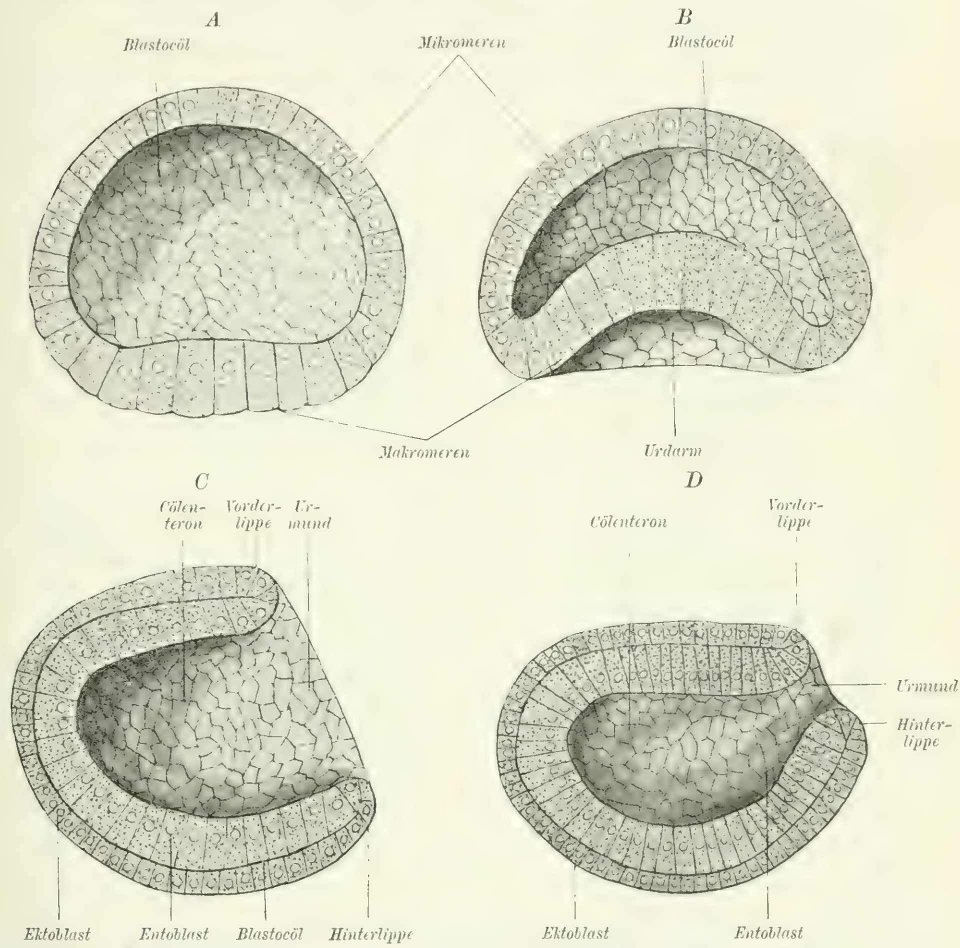


Fig. 29. Vier Medianschnitte *A*, *B*, *C*, *D*, zur Gastrulation des Amphioxus, nach Hatschek; z. T. mit anderer Bezeichnung.

Die einem Doppelbecher ähnliche Gastrula streckt sich nun in die Länge und bildet so ein doppelwandiges Säckchen. Der Urmund verengt sich zu einem kleinen, am Hinterende der Larve gelegenen Loche, das frei auf deren abgeflachter Rückenfläche mündet.

Somit kann man jetzt an der Larve nicht nur vorn und hinten, rechts und links, sondern auch im Medianschnitte eine dorsale und ventrale Urmundlippe oder kurzweg Vorder- und Hinterlippe unterscheiden (siehe Fig. 29 *C* und *D*).

Bildung der Chorda und des Mesoblasts.

An die mit diesem Stadium beendete Gastrulation schließen sich weitere morphologische und histologische Sonderungen in den primären Keimblättern an. Sie führen zur Anlage eines mittleren Keimblattes und der von ihm umschlossenen Leibeshöhle. Aus dem Entoblast entsteht der Darm und das Achsenskelet, aus dem Ektoblast die Anlage des Zentralnervensystems und die Epidermis.

Der Entoblast bildet an dem Dache des Cölenterons nebeneinander drei parallele rinnenförmige Ausstülpungen, die sich allmählich abschnüren.

Die mediane als verdickte Platte angelegte und aus hohen Zylinderzellen bestehende Falte wird nach der Abschnürung zu einem soliden Strang. Sie liefert das Material für das bei Amphioxus höchst primitive, nur aus einem Zellstrange bestehende Achsenskelet, für die Rückensaite, die Chorda dorsalis (Fig. 30 *A*, *B*, *C*, *D*).

Die beiden seitlichen Falten bestehen aus weniger hohen Zellen als die übrige Wand des Cölenterons. Sie bilden die Anlage des mittleren Keimblattes oder des Mesoblastes und heißen Mesoblastfalten. Die von ihnen begrenzte, mit dem Cölenteron zusammenhängende Spalte ist die Anlage der Leibeshöhle oder des Cöloms. Soferne das Cölom als eine Ausbuchtung des Cölenterons, wie hier bei Amphioxus, entsteht, nennt man es ein Enterocölom. Nun schnüren sich die Mesodermfalten von dem Entoblast ab, und dieser schließt sich unter ihnen durch Verwachsung seiner Ränder.

Der nach Abschnürung der Chorda und der Mesoblastfalten übrige Entoblastrest wird in der Folge zum Epithel des bleibenden Darmes und heißt deshalb Enteroderm (*ἔντερον* = Darm, *δέρμα* = Haut) oder Darmblatt (Fig. 30 *D*.

Die anfänglich glattwandigen Mesoblastfalten werden nun durch vom Rücken und der Seite her einschneidende segmental hintereinander auftretende Querfalten gefächert. Diese Faltenbildung beginnt etwas vor der Mitte der Larve und schreitet nach dem Hinterende zu fort. So entsteht rechts und links je eine Reihe hintereinander gelegener Säckchen, die Ursegmente. Die Larve hat damit metameren Bau erhalten (Fig. 31). Die Höhlen der Ursegmente kommunizieren noch einige Zeit mit der Darmhöhle (Fig. 32). Dann schnüren sich die Ursegmente von den Flanken der Chordafalte und dem Darm vollkommen ab, und das Enteroderm schließt sich unter der Chorda (Fig. 30 *C* u. *D*).

Das ursprünglich einheitliche Cölenteron der Gastrula ist nun 1. in den Dauerdarm und 2. in die dorsolateral von ihm gelegenen Höhlungen der Ursegmente und das von ihnen umschlossene segmentierte Cölom gesondert worden.

Inzwischen haben sich die Ektoblastzellen im Bereiche einer medianen Strecke des Rückens der Darmlarve verdickt und sich als Nerven- oder Neuralplatte von den übrigen niederen Ektoblastzellen geschieden.

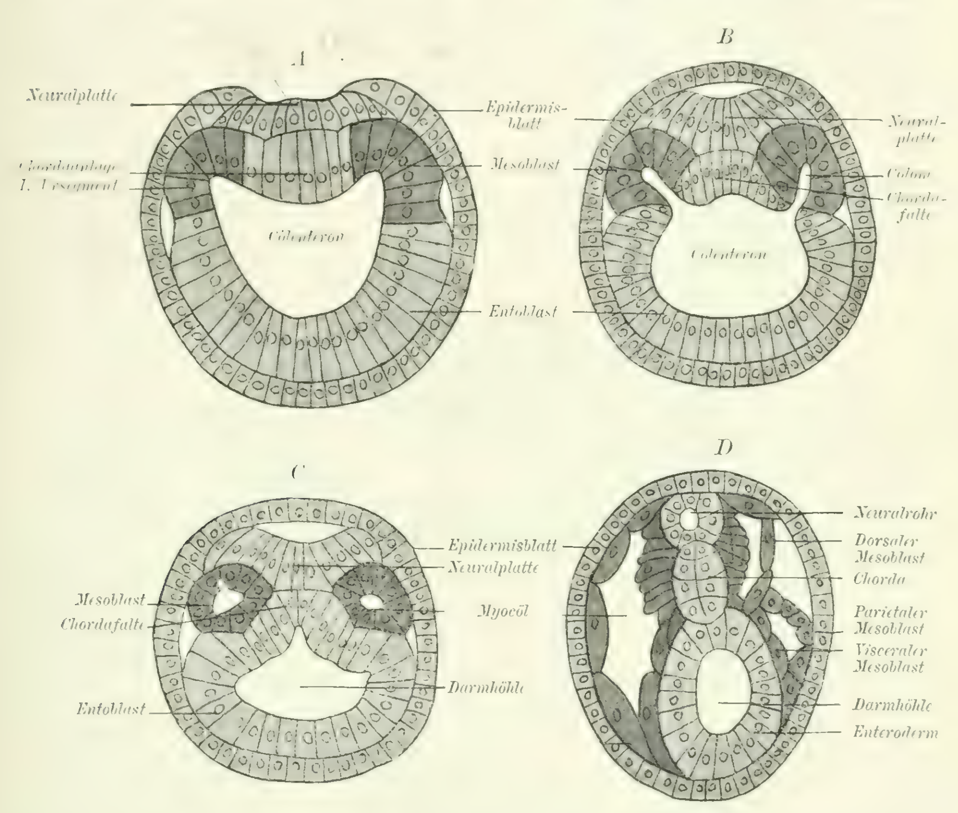


Fig. 30 *A*, *B*, *C*, *D*. Querschnitt durch einen Amphioxusembryo mit sich bildenden 1. Ursegment. *B* Querschnitt durch einen Amphioxusembryo, dessen 5. Ursegment in Bildung begriffen ist. *C* Querschnitt durch einen Amphioxusembryo mit 5 Ursegmenten. *D* Querschnitt durch die Mitte eines Amphioxusembryo mit 11 Ursegmenten. In der linken Hälfte der Figur ist das Ursegment noch nicht in dorsalen und visceralen Mesoblast gegliedert. Nach Hatschek.

Diese faßt man nun unter dem Namen Epidermisblatt zusammen.

Nun faltet sich die Medullarplatte unter dorsaler Aufbiegung ihrer Ränder zu einer Rinne, der Neuralrinne. Die Ränder der Rinne heißen Neuralwülste. Der Boden der Neuralrinne buchtet das Dach des Urdarms nach unten etwas ein (Fig. 30 *A*). Durch die Differenzierung der Neuralplatte und Neuralrinne kommt die schon im Gastrulastadium an-

gedeutete bilaterale Symmetrie der Amphioxuslarve noch schärfer zum Ausdruck.

Die Zellen des Epidermisblattes lösen sich dann von den Rändern der Neuralfurche, überwachsen diese und schließen sich über ihr (Fig. 30 *D*).

Diese Überwachsung beginnt am hinteren Körperende von der Hinterlippe aus und schreitet über den Rücken des Embryos noch vorne fort. Es besteht nun auf dem Rücken der Larve eine kleine, sich immer weiter kopfwärts verschiebende Öffnung im Epidermisblatt, der Neuroporus. Er führt in die von der Deckplatte überwachsenen Neuralfurche und an deren hinterem Ende durch den Urmundrest in das Cölenteron (Fig. 31).

Die Ränder der Neuralfurche biegen sich dann unter dem Epidermisblatt zusammen und verwachsen in der Richtung von hinten nach vorn zum Neuralrohre, dessen hinteres Ende durch den Urmundrest mit dem inzwischen gebildeten Dauerdarm kommuniziert (Fig. 31).

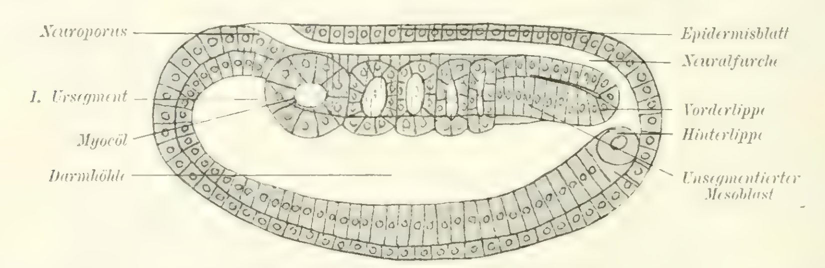


Fig. 31. Optischer Längsschnitt durch einen Amphioxusembryo mit 5 Ursegmenten in Seitenansicht, nach Hatschek.

Diese eigenartige und bedeutsame, nur durch die Verfolgung der Gastrulation verständliche, in der ganzen Wirbeltierreihe mit Einschluß des Menschen in bestimmten Entwicklungsstadien wiederkehrende Kommunikation zwischen Nerven- und Darmrohr heißt Canalis neurentericus.

Zwischen Neuralrohr, Darm und den beiden Reihen der Ursegmente durchzieht die Chorda dorsalis die immer mehr in die Länge wachsende Larve (Fig. 33).

Weitere Gliederung des Mesoblasts.

Die Kanten der sich vergrößernden Ursegmente wachsen zwischen Epidermis und Darm ventralwärts vor (Fig. 30 *D*), bis sie in der ventralen Medianebene zusammentreffen. Sie bilden dann ein aus zwei Zellblättern bestehendes ventrales Darmgekröse, ein Mesenterium ventrale, zwischen Rumpf- und Darmwand (Fig. 33).

Aus den dorsalen Falten, welche zur Abgliederung der hintereinander gelegenen Ursegmente führen, sind dünne senkrechte Scheidewände geworden, welche die einzelnn Ursegmente trennen.

Später sondern sich die neben der Chorda gelegenen würfelförmigen dorsalen Teile der Ursegmente von deren ventralem Teile durch eine horizontale Faltenbildung und heißen dann Urwirbel (Fig. 33). Die unteren Teile der Ursegmente liefern die bindegewebig-muskulöse Darmwand oder den visceralen Mesoblast sowie die bindegewebige Leibeswand oder den parietalen Mesoblast und begrenzen die Leibeshöhle.

Die Urwirbel enthalten bei Amphioxus nur das Zellmaterial zur Bildung der Myomeren und Myosepten, d. h. der segmentalen Rumpfmuskeln und des sie überkleidenden und trennenden Bindegewebes. Erst bei den Wirbeltieren werden außer diesen Organen aus einem Teil der Urwirbel auch noch die Knorpel- und Knochenwirbel gebildet.

Fig. 32. Optischer Durchschnitt nes Amphioxusembryo mit 5 Ursegmenten bei Ansicht von der Rückenfläche her, nach Hatschek. Die beiden großen Zellen am Hinterende der Embryonen in Fig. 31 u. 32 bestehen in Wirklichkeit nicht. Man sieht medialwärts bei × × noch die Öffnungen der Ursegmente mit dem Cölenteron zusammenhängen. Erst nach vollkommener Abschnürung der Ursegmente und Schluß dieser Kommunikation wird das Cölenteron zur Darmhöhle.

Dicht vor dem Canalis neurentericus besteht noch längere Zeit

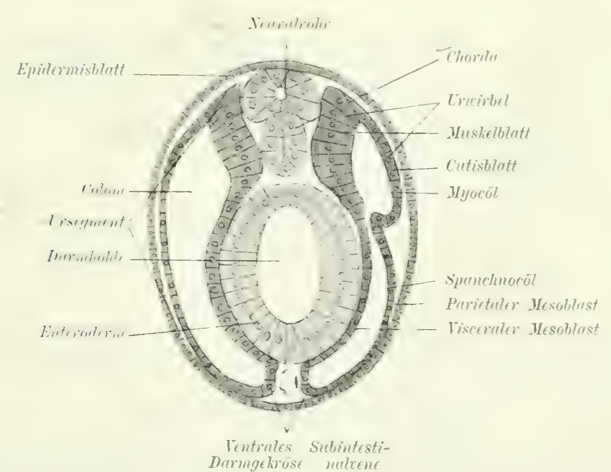


Fig. 33. Schema zur Differenzierung der Urwirbelwand in Muskel- und Cutisblatt, in Myocöl und Splanchnocöl sowie zur Bildung des ventralen Darmgekröses. (Vergleiche mit Fig. 30 *D*.)

eine ungegliederte Neubildungszone, welche durch rege Zellvermehrung das Material zur kaudalen Ergänzung der Medullarplatte, der Chorda, der Cölomfalten, Ursegmente und des Darmes bildet und so noch längere Zeit das Längenwachstum der Larve vermittelt, während deren Vorderkörper schon weiter entwickelt und gegliedert wird.

Bildung des Afters und Mundes; Kiemenspalten.

Die ursprünglich vorn blindgeschlossene Darmanlage setzt sich nun durch Bildung des bleibenden Mundes und Afters mit der Außenwelt in Verbindung.

Der Canalis neurentericus schließt sich, wenn die Larve eine langgestreckte fischähnliche Form anzunehmen beginnt. Sein unter der

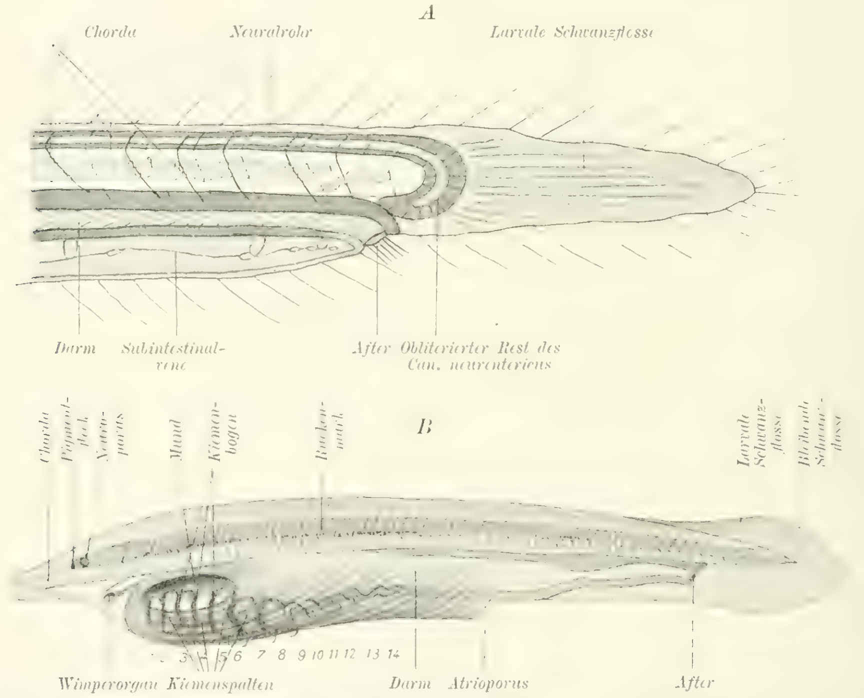


Fig. 34. *A* Hinterende einer Amphioxuslarve mit After, nach Korschelt und Heider. *B* Amphioxuslarve mit Mund, 14 primären Kiemenspalten und 64 Körpersegmenten, nach Ray-Lankester und Willey.

Verschlußstelle gelegener Rest bricht nach außen durch und wird so zum After (Fig. 34).

Am vorderen Körperende bildet sich im Gebiete des ersten Segmentes eine scheibenförmige Verdickung des Epidermisblattes, dessen Zellen hochprismatisch werden. An diese Verdickung legt sich das Enteroderm von innen her an. Dann brechen beide zur Bildung des

Larvenmundes durch. Nun kommuniziert der Darm einer Larve von etwa 14 Ursegmenten durch den Larvenmund und den After mit der Außenwelt.

Gleichzeitig mit der Mundbildung entsteht die erste Kiemenspalte im ventralen Gebiete des zweiten Segmentes dadurch, daß sich eine Enterodermtasche nach außen ausbuchtet und mit ihrem Grunde den Mesoblast verdrängend sich an die Innenfläche des Epidermisblattes anlegt. Schließlich bricht die aus einer Enteroderm- und einer Epidermislamelle bestehende „Verschlußmembran“ durch.

Hinter der ersten Kiemenspalte bilden sich in derselben Weise noch elf weitere „primäre“ Kiemenspalten, die größtenteils auf der rechten Körperseite liegen. Nun kann das durch den Mund eingesogene Atemwasser durch die Kiemenspalten ausgestoßen werden. Die zwischen den Kiemenspalten gelegenen Mesoblastwülste heißen Kiemenbogen. Über der Serie primärer Kiemenspalten entsteht später noch eine Serie „sekundärer“ Kiemenspalten. Die primären Kiemenspalten rücken später auf die linke Körperseite, die sekundären bleiben dagegen auf der rechten.

Der Larvenmund wird zum Velum umgewandelt. Der Dauer- oder definitive Mund entsteht durch Erhebung paariger Falten in der Umgebung des Larvenmundes und rückt aus der ursprünglich linksseitigen Lage in die ventrale Mittellinie.

Mit dieser Entwicklungsstufe sind wichtige Vorstufen des Organisationsprinzips der Wirbeltiere erreicht:

Das Epidermisblatt umhüllt den in seiner ganzen Länge durch die Chorda gestützten fischähnlichen, aber noch kopflosen Körper. Über der Chorda liegt das Nerven-, unter ihr das Darmrohr. Dieses kommuniziert durch Mund und After sowie durch die Kiemenspalten mit der Außenwelt. Aus dem dorsalen Mesoblast, den Urwirbeln, bilden sich die Myomeren und Myosepten. Das Mittelblatt ist durch die Leibeshöhle in den parietalen und visceralen Mesoblast gespalten. Der viscerale Mesoblast liefert die Hüllen des Darmrohrs und seiner Anhangsdrüsen, der parietale Mesoblast die ventrale Muskulatur des Rumpfes, das Exkretionssystem und die Genitalanlagen.

Ein sehr spärliches Bindegewebe dient zur Verbindung der Organe und zur Cutisbildung.

Die

2. Gastrulation und Keimblattbildung der Amphibien

wird durch den bedeutenden Dottergehalt der Eizellen verlangsamt und weicht nicht unbeträchtlich von der Gastrulation des Amphioxus ab. Auch bestehen Unterschiede in der Gastrulation der geschwänzten Amphibien oder Urodelen und der schwanzlosen oder Anuren.

Diese Abweichungen bilden vielfach wichtige Bindeglieder zum Verständnis der durch wachsenden Dottergehalt noch mehr abgeänderten Gastrulation der Reptilien, Vögel und eierlegenden Säugetiere und der durch abermalige Dotterabnahme der Eizellen verwischten Gastrulation der lebendig gebärenden Säugetiere und des Menschen. Ihre Erörterung ist also unerläßlich.

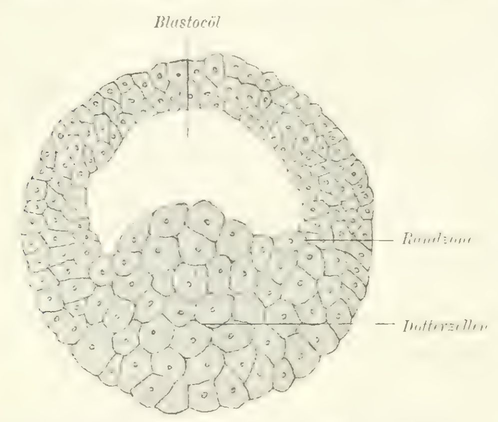


Fig. 35. Sagittalschnitt durch die Blastula des Wassermolchs (Triton taeniatus), nach O. Hertwig.

Wir betrachten zunächst die Blastula des Wassermolches und des Frosches.

Das Dach der Blastula des Wassermolches besteht aus Mikromeren und geht durch Vermittlung einer ringförmigen, etwas verdickten „Randzone" wie eine Kalotte in den aus dotterreicheren Makromeren oder Dotterzellen gebildeten Boden der Blastula über (Fig. 35).

Bei Fröschen und Kröten setzt sich das Dach der Blastula aus einer äußeren Deckschicht und einer inneren Grundschicht zusammen. Jene wird von einer Lage schwarzpigmentierter kubischer, diese aus einer mehrfachen Lage pigmentärmerer Zellen aufgebaut (Fig. 36).

Bei Molch und Frosch behindern die mit vielen Dotterplättchen belasteten Dotterzellen eine Einstülpung an dem Dotterpole, wie sie

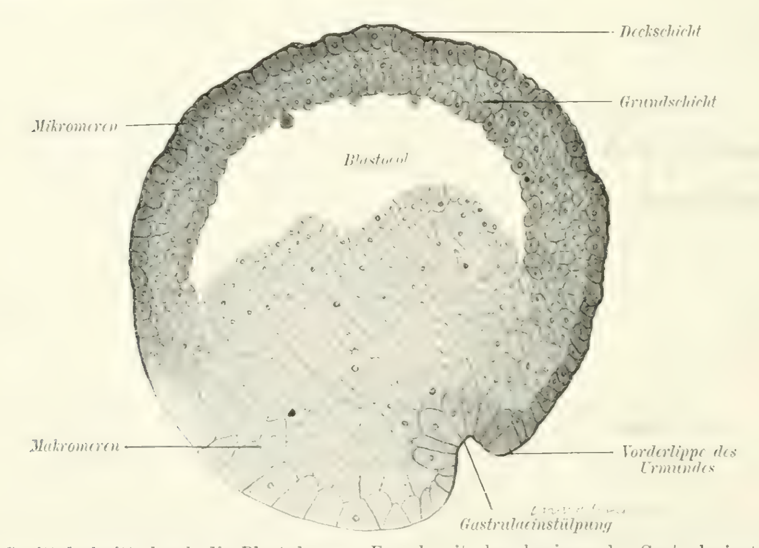


Fig. 36. Sagittalschnitt durch die Blastula vom Frosch mit eben beginnender Gastrulaeinstülpung.

bei Amphioxus stattfindet. Der Entoblast wächst vielmehr über dem Dotterpole ein, und der Urmund bildet dabei zwischen Äquator und

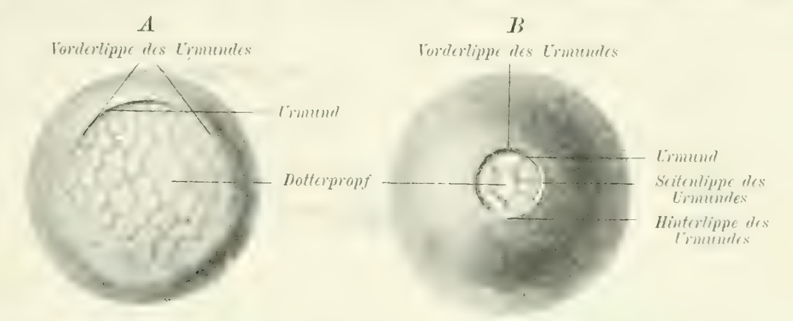


Fig. 37. A Halbkreisförmiger Urmund der Froschgastrula. B Ringförmiger Urmund der Froschgastrula. Nach den Modellen von F. Ziegler.

Dotterpol entweder eine nach hinten offene hufeisenförmige Rinne (Frosch, Fig. 37 A) oder eine dreieckige Grube (Molch, Fig. 38). Durch diese Lage des Urmundes kommt die Hauptmasse der Dotterzellen unter den Urmund zu liegen (Fig. 36 u. 39). Somit besteht bei den Anuren zunächst ein hufeisenförmiger Urmund mit sichelförmig gekrümmter Vorderlippe und nach hinten freiem Rand. Durch seinen Pigmentgehalt setzt sich dieser scharf von dem zwischen seinen Schenkeln gelegenen hellen „Dotterfeld" oder später von dem „Dotterpfropf" ab.

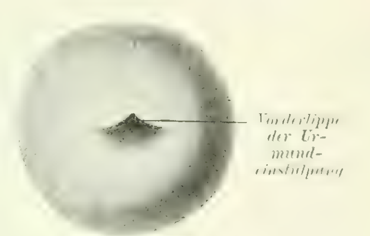


Fig. 38. Dreieckiger Urmund der Molchgastrula, nach O. Hertwig.

An einem Medianschnitt durch die Molchgastrula sieht man, wie die Mikromeren der Blastulakuppel über die dorsale Blastoporuslippe zur Bildung des Urdarmdaches einwachsen,

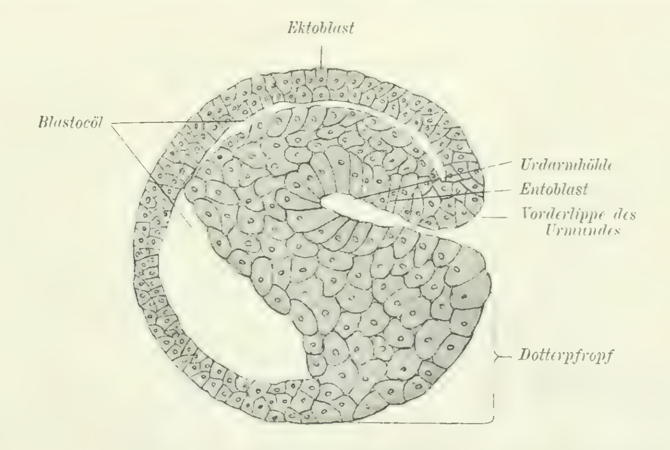


Fig. 39. Sagittalschnitt durch die Gastrula vom Wassermolch, nach O. Hertwig.

während dessen Boden durch invaginierte Dotterzellen gebildet wird (Fig. 39 u. 40).

Durch weiteres Einwachsen des Urdarmes wird allmählich das Blastocöl, wie bei Amphioxus, auf eine zwischen Urdarm und Keimblasenwand gelegene Spalte reduziert. Am blinden Ende des Cölenterons gehen die Zellen des Urdarmdaches ohne scharfe Grenze in die des Urdarmbodens über.

Gleichzeitig mit der Vertiefung des Urdarmes haben sich beim Wassermolch die Mikromeren des Urdarmdaches zu einer einschichtigen Entoblastlage geordnet (Fig. 40). Ebenso wandeln sich die Ektoblastzellen am animalen Pol in Epithel um. Diese Umwandlung der Mikromeren in Epithel schreitet nun vom animalen Pole allseitig bis gegen den Ur-

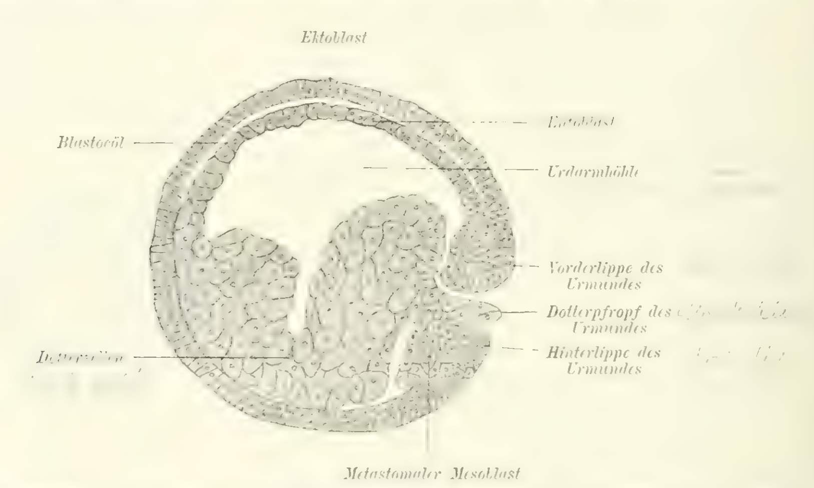


Fig. 40. Medianschnitt durch eine noch weiter entwickelte Gastrula des Wassermolchs, nach O. Hertwig.

mundrand fort und führt dazu, daß der ganze Keim mit Ausnahme des Dotterfeldes von einer epithelialen Schichte umhüllt wird, während die dorsale Urmundlippe immer weiter vom Äquator ab über das Dotterfeld nach abwärts rückt. Ihre hufeisenförmigen Schenkel schließen sich beim Frosche zum Ringe, und der Urmund geht dadurch aus der Sichelform in die Ringform über (Fig. 37 *A* u. *B*; 41 *A*).

Nun erkennt man auf Sagittalschnitten außer der Vorder- auch noch die etwas später entwickelte Hinterlippe (Fig. 42 *D* u. *E*).

Aus dem sich mehr und mehr verengenden kreisförmigen Urmund ragt bei Molch und Frosch noch einige Zeit der parallel der Verengerung des Urmundes immer kleiner werdende Rest des Dotterfeldes als „Dotterpfropf" heraus (Fig. 37 *B* u. 41 *A*). Endlich wird der Urmund in eine kleine lineare Spalte umgewandelt, in deren Tiefe der Dotterpfropf versinkt (Fig. 41 *B*).

Mit vollendeter Gastrulation heißt die äußere epitheliale, bei dem Wassermolch einschichtige, bei Fröschen und Kröten mehrschichtige Außenschichte der Gastrula **Ektoblast**. Er schlägt sich wie bei Amphioxus an den Urmundlippen in die Urdarmwand oder den **Entoblast** um.

Es ist für das Verständnis der Gastrulation der Amnioten von Bedeutung, daß schon bei dem Amphioxus und bei den Amphibien die Urdarmdecke aus Mikromeren, der Urdarmboden aber aus Makromeren oder (bei den Amphibien) aus Dotterzellen besteht.

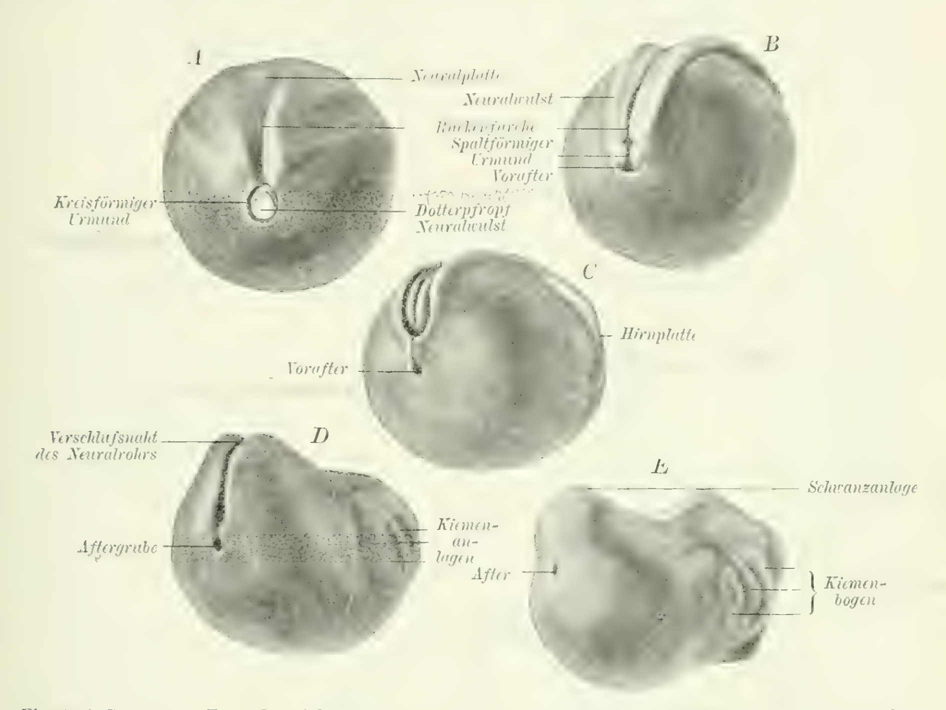


Fig. 41 *A, B, C, D, E.* Fünf Entwicklungsstadien von Rana fusca, nach den Modellen von F. Ziegler.

Die Urdarmdecke markiert den Rücken, die aus Dotterzellen bestehende untere Urdarmwand die Bauchseite des Embryos, welche im Wasser stets nach unten gerichtet ist. Der Urmund liegt wie bei Amphioxus am hinteren Leibesende. Der entgegengesetzte Teil der Gastrula wird zum Kopfende.

An Medianschnitten durch die **Froschgastrula** erkennt man, daß sich der Urdarm anfänglich als solide Platte aus einer doppelten Zellwand, dann aber durch Auseinanderweichen beider Wände als taschenartige Spalte anlegt. Vor dem blinden Grunde des Urdarms bilden die Dotterzellen einen zugeschärften, gegen das Blastocöl gerichteten soliden Keil (Fig. 42 *A* u. *B*, Keil).

Der Urdarm verdrängt nun entweder, die ursprüngliche Art der Darmanlage wiederholend, bei weiterer Ausbildung das Blastocöl wie bei Amphioxus und Triton, oder es tritt in manchen Fällen

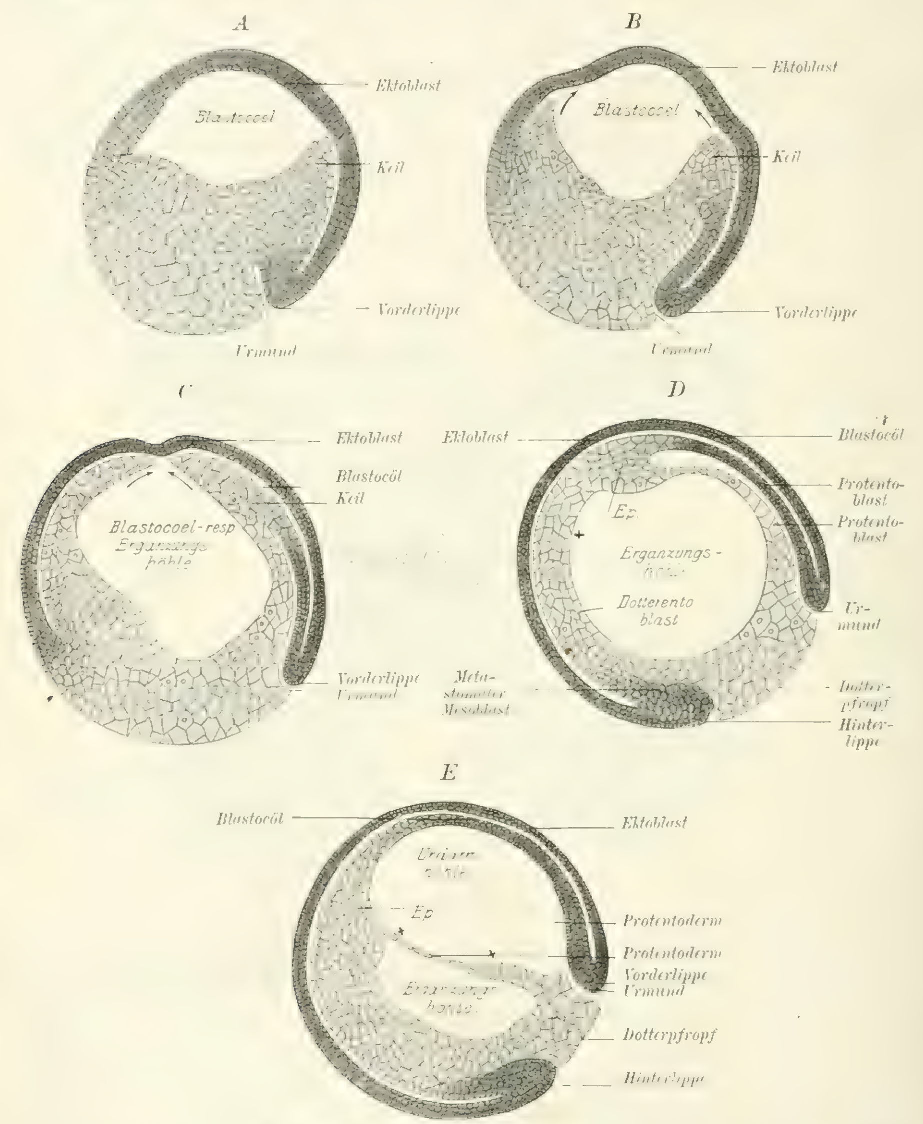


Fig. 42 *A, B, C, D, E.* Fünf Medianschnitte durch die Froschgastrula, nach O. Schultze, um die Entstehung der Ergänzungshöhle zu zeigen, z. T. mit eigener Bezeichnung.

eine für die Beurteilung der Gastrulation der Amnioten sehr wichtige Abweichung ein.

Es wachsen nämlich in solchen Fällen beim Frosche zuweilen, bei den noch dotterreicheren Eiern der Kröten und Salamander

gewöhnlich, während das Blastocöl noch sehr klein ist, die Dotterzellen am Rande des Blastocölbodens an der Innenfläche des Ektoblasts am oberen Pole der Gastrula (Fig. 42 *A* u. *B*, in der Richtung der Pfeile) in die Höhe und verschmelzen schließlich mit ihren Rändern (Fig. 42 *C*).

Dadurch wird ein Teil des Blastocöls abgegliedert, sekundär von Dotterzellen umschlossen, und liegt nun unter dem Boden der sich weiter entwickelten Urdarmhöhle. Ich nenne diesen Teil des Blastocöls Ergänzungshöhle.

Die den Urdarmboden bildende Zellplatte verdünnt sich mehr und mehr und reißt schließlich — etwa zwischen beiden Kreuzchen in Fig. 42 *E* — ein und verschwindet vollkommen. Die Urdarmhöhle fließt nun mit der Ergänzungshöhle zu einem Raum, der primitiven Darmhöhle zusammen. Die Urdarmhöhle wird somit durch die Ergänzungshöhle zur primitiven Darmhöhle ergänzt und erweitert.

Die Wand der primitiven Darmhöhle besteht jetzt einmal aus der noch erhaltenen Ober- und Seitenwand des Urdarms, dem Protentoblast, und dann aus den die Ergänzungshöhle begrenzenden Dotterzellen oder dem Dotterentoblast. Wir bezeichnen die Wand des Urdarmes als „Protentoblast", weil sie mit dem Entoblasten der Amphioxusgastrula gleichwertig ist. Während bei Amphioxus nur Protentoblast besteht, gesellt sich zu diesem bei den Amphibien und Amnioten noch das Dotterblatt. Nach Zusammenfluß der Urdarm- und Ergänzungshöhle heißt die ganze Wand des primitiven Darms — also Protentoblast und Dotterentoblast zusammen — schlechtweg Entoblast. Dieser wird nun, wie bei Amphioxus der Protentoblast allein, zur Bildung der Chorda, des Mesoblasts und des Enterodermes verwendet. Das verdickte Übergangsgebiet, in welchem der Grund des Urdarmes nach vorn mit dem Dotterentoblast zusammenhängt, nenne ich Ergänzungsplatte (Fig. 42 *D* u. *E*, *Ep*). Sie besteht zum größten Teile aus Dotterzellen. Diese Ergänzungsplatte werden wir auch bei den Amnioten wiederfinden.

Bildung der Chorda und des Mesoblasts bei dem Wassermolch.

Bisher war die Gestalt der Amphibienembryonen eine sehr einfache (Fig. 43). Der noch kugelige oder längliche Embryo zeigt auf seiner Dorsalseite vor dem Urmund oder nach dessen Schluß vor der Primitivrinne und vor dem After die durch die Neuralplatte und -wülste ausgezeichnete Rückenfläche. In der Mitte der Neuralplatte bemerkt man die enge Rückenrinne. Von vorn nach hinten fortschreitend grenzt sich die aus hochzylindrischen Zellen bestehende Neuralplatte (Fig. 46) scharf durch die sich erhebenden Neuralwülste gegen das dünne aus

Deck- und Grundschicht (Fig. 47 *A*) bestehende Epidermisblatt ab. Der vorderste verbreiterte Teil der Neuralplatte, die Hirnplatte, ist die erste Andeutung der Hirnanlage. Dann biegen sich die Neuralwülste dorsal

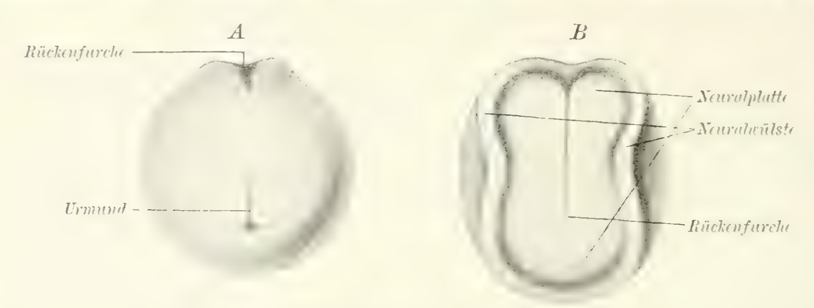


Fig. 43. *A* Keimlinge von Triton taeniatus mit deutlich entwickelter Rückenrinne vor dem Urmund, *B* mit deutlicher Neuralplatte, Neuralwülsten und Rückenrinne vom Rücken her gesehen, nach O. Hertwig.

einander entgegen und verwachsen mit ihren Kanten zuerst in der Nackengegend und von da kopf- und schwanzwärts weiter zur Bildung des Neuralrohres (Fig. 47 *A*, *B*). Dies trennt sich dann von dem durch Verwachsung seiner Ränder über ihm geschlossenen Epidermisblatt (Fig. 47 *B*).

Querschnitte lassen erkennen, wie sich die Chorda von vorn nach hinten fortschreitend aus dem Entoblast abfaltet, während rechts

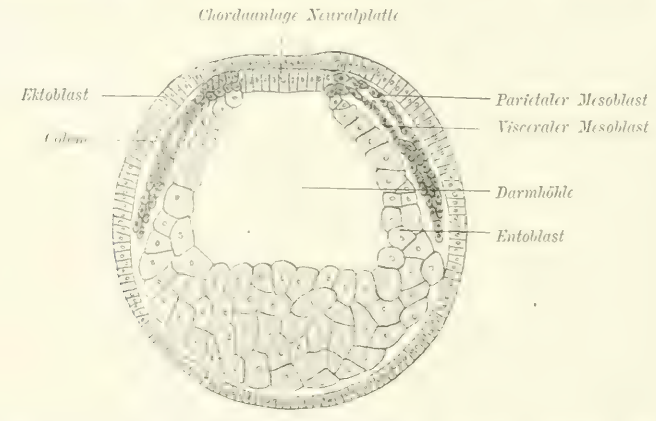


Fig. 44. Querschnitt durch einen Keimling vom Triton mit noch schwach entwickelter Rückenfurche vor dem Urmund, nach O. Hertwig.

und links von ihr die Mesoblastplatten vom Entoblast her entstehen (Fig. 44). Sie bilden sich aber nicht mehr wie bei Amphioxus als hohle Entoblastumstülpungen der Urdarmwand, sondern als solide Platten, in denen nur ganz hinten im Bereiche des Urmundes noch eine durch den Urmund zugängliche Cölomspalte als Rest des Enterocöloms bei Amphioxus erkennbar ist (Fig. 45).

In der Richtung nach vorn sind parietaler und visceraler Mesoblast noch nicht getrennt. Manche Autoren deuten diesen Befund dahin, daß parietaler und visceraler Mesoblast in der Richtung nach dem Kopfende zu durch die Dotterzellenmasse zusammengepreßt seien, und nehmen, da später das Cölom den ursprünglich soliden Mesoblast wieder in parietalen und visceralen Mesoblast trennt, auch beim Wassermolch eine Bildung des Mesoblasts durch Ausstülpung aus der Urdarmwand und eine Enterocölombildung wie bei Amphioxus an.

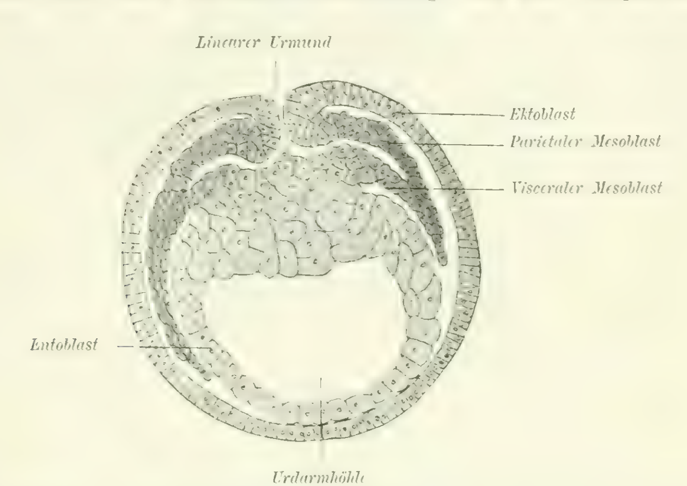


Fig. 45. Querschnitt durch einen Keimling von Triton im Gebiete des Urmundes, nach O. Hertwig.

Andere widersprechen dieser Auffassung, treten für eine Mesoblastbildung durch Abspaltung ein und sehen nur ganz hinten noch eine spurweise Wiederholung der Art der Enterocölom- und Mesoblastbildung bei Amphioxus.

Der Mesoblast wächst zuerst rings um den Urmund als prostomaler Mesoblast und weiter rechts und links aus der Urdarmwand als gastraler Mesoblast aus und schiebt sich mit seinen freien Rändern zwischen Epidermisblatt und Darmwand, ähnlich wie bei Amphioxus, ventralwärts bis zur Verschmelzung seiner freien Ränder, unter Bildung eines ventralen Darmgekröses vor. Schon vor der Bildung des ventralen Darmgekröses ist im Mesoblast die Cölomspalte aufgetreten.

Aus dem dorsalen Mesoblast gliedern sich dann ähnlich wie bei Amphioxus die Urwirbel ab, der ventrale Mesoblast scheidet sich in visceralen und parietalen Mesoblast (Fig. 47).

Die Chordafalte trennt sich rechts und links vom Entoblast vollkommen ab, und der Entoblast schließt sich unter ihr zu einer zusammenhängenden Schichte, die das Epithel des bleibenden Darmes liefert und deshalb wieder, wie bei Amphioxus, als Enteroderm bezeichnet wird (Fig. 46).

Während diese wichtigen Vorgänge, wie bei Amphioxus, in der vorderen Körperhälfte beginnen, und nach hinten fortschreiten, liefert das die Vorderlippe des Blastoporus aufbauende, undifferenzierte Zellmaterial fortwährenden Zuschuß zur Verlängerung der Chorda, zur Ergänzung des Mesoblasts, der Neuralplatte und des Darmes, also zum Längenwachstum des Embryonalkörpers.

Die Chorda- und Mesoblastbildung bei dem Frosche

verläuft etwas anders als bei dem Molche.

Ein Querschnitt durch den Rumpfteil einer Froschgastrula mit noch offenem kreisförmigen Urmund, etwa von der Entwicklung von Fig. 41 A,

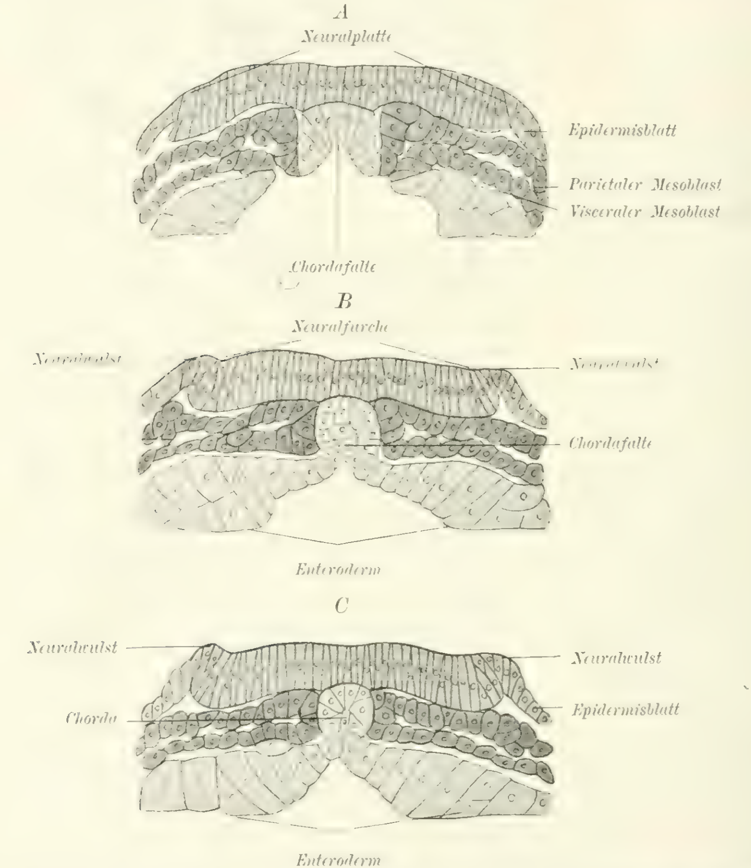


Fig. 46 A, B, C. Drei Querschnitte durch einen Tritonkeimling mit sich bildenden Neuralwülsten, nach O. Hertwig.

zeigt in Fig. 48 den wohlbegrenzten, aus Deck- und Grundschicht bestehenden Ektoblast.

Die Urdarmhöhle ist noch durch eine abgeflachte Zellschicht von

der Ergänzungshöhle getrennt. Der Protentoblast des Urdarmdaches hat sich in zwei Schichten gespalten, die nur noch in der Medianebene durch einen Zellenstrang, die Chordaanlage, zusammenhängen. Die äußere Schicht ist der aus einer doppelten Zellenlage gebildete Meso-

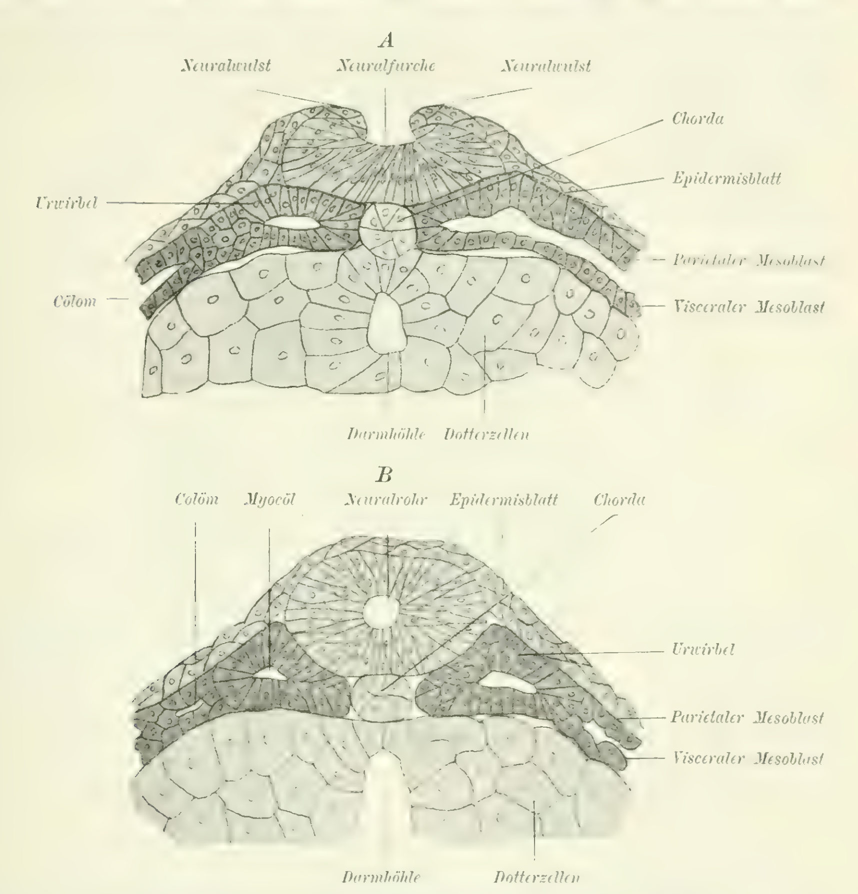


Fig. 47 *A* u. *B*. Zwei Querschnitte durch Tritonkeimlinge mit noch offener Neuralrinne (*A*), geschlossenem Neuralrohr (*B*) und sich abgliedernden Urwirbeln, nach O. Hertwig.

blast. Die innere, nach Abspaltung des Mesoblasts vom Protentoblast übrig gebliebene Schicht muß jetzt als Dotterentoblast bezeichnet werden.

Die Abspaltung des Mesoblasts vom Protentoblast beginnt an den Seitenteilen der Urdarm- oder später der Primitivdarmwand und schreitet von da zunächst nach oben und hinten, dann aber auch ventral (in der Richtung der Pfeile in Fig. 48) fort und trennt damit auch von dem Dotterentoblast Mesoblast ab. Nur in der Medianebene bleiben Entoblast, Chordaanlage und Mesoblast zunächst noch im Zusammenhang.

Der vollkommen abgespaltene Mesoblast umhülst schließlich, ohne wie bei Amphioxus und bei dem Molche ein ventrales Darmgekröse zu bilden, eine Zellmasse, welche nach Durchbruch des Urdarmbodens die primitive Darmhöhle umscheidet. Sie besteht oben aus einer Zellenlage, dem Rest des Protentoblasts, unten aus dem Reste des schalenartigen Dotterentoblasts. Beide zusammen sind nach Abgliederung der Chorda wieder als Epithel des Darmes oder Enteroderm zu bezeichnen (Fig. 48).

Im Hinterteil des Rumpfes bleibt die Chorda noch einige Zeit mit dem Enteroderm in Zusammenhang, während ihre Flanken sich schon vom Mesoblast getrennt haben. Zu beiden Seiten unter der Chorda-

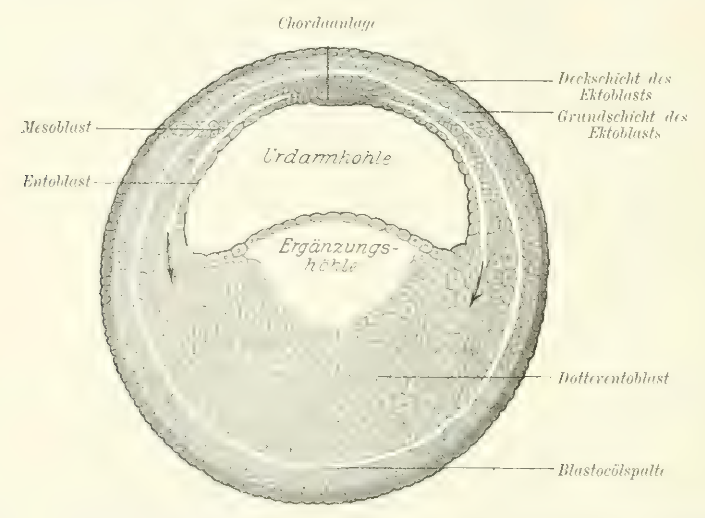


Fig. 48. Querschnitt durch einen Keimling von Rana fusca noch ohne Rückenrinne, etwas jünger als das Entwicklungsstadium Fig. 41 *A*.

anlage hängt das Enteroderm mit dem Mesoblast zusammen, und eine seichte Längsrinne, die „parachordale Rinne" oder „Mesoblastbildungsrinne", erinnert möglicherweise an die letzte Spur der beim Triton noch erkennbaren Andeutung einer Enterocölomspalte in den seitlichen Urdarmdivertikeln. (Vergleiche die Fig. 44, 46 *A* u. 50.)

Aber diese Rinne schwindet bald von vorn nach hinten, parallel der Abspaltung des Mesoblasts, und besteht nur kurze Zeit. In dem Urmundrande hängen dann wieder, wie beim Triton, alle drei Keimblätter zusammen.

Die Darmhöhle und die Cölomspalten öffnen sich im Urmunde, wie bei dem Molche, nach außen.

Das Cölom entsteht als s e k u n d ä r e S p a l t e, als S c h i z o c ö l o m, in dem ursprünglich soliden Mesoblast.

Die Mesoblastbildung des Frosches zeigt also höchstens noch flüchtige und verwischte Anklänge an die Mesoblastbildung in Form von Ausstülpungen der Urdarmwand durch das Auftreten der para-

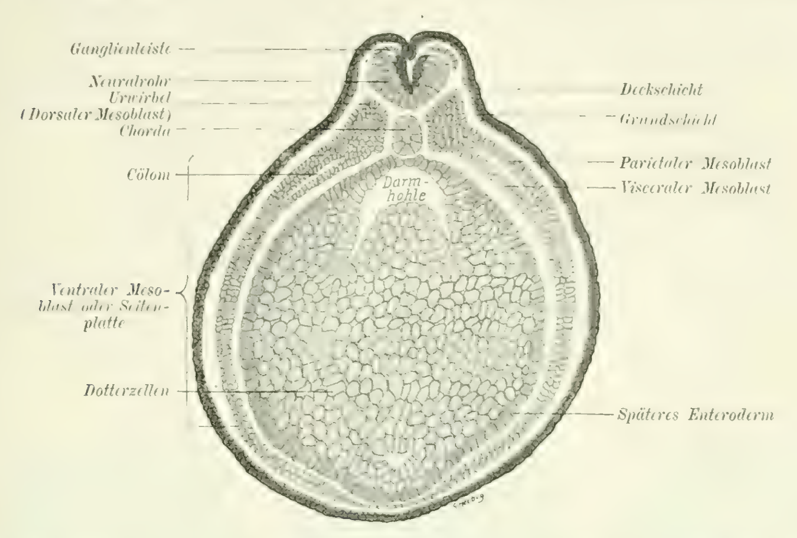


Fig. 49. Querschnitt durch einen Keimling von Rana fusca, der in seiner Entwicklung zwischen Fig. 41 *C* u. *D* steht. Die Neuralrinne ist im Schluß zum Neuralrohr begriffen.

chordalen Rinne. Sie vollzieht sich in wesentlich abgekürzter Weise durch Abspaltung aus der Wand des primitiven Darmes.

Im Bereiche des unsegmentierten Kopfes wird der Kopfmeso-

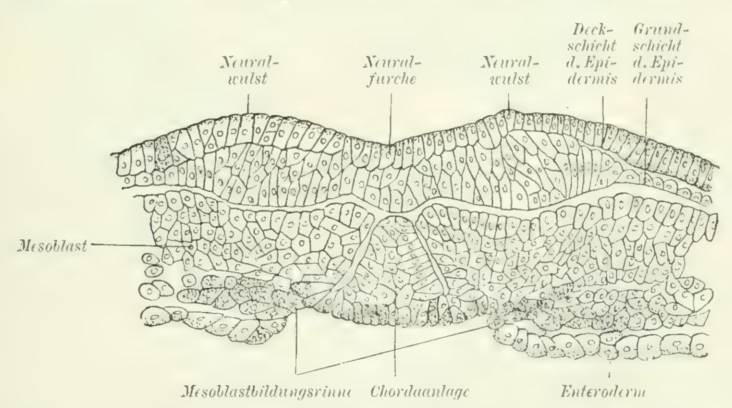


Fig. 50. Querschnitt durch einen Embryo von Rana fusca mit noch offener Neuralfurche (Zwischenstadium zwischen Fig. 41 *A* u. *B*), nach H. Ziegler.

blast und die Chorda aus dem Material der Ergänzungsplatte, ebenso wie der vorderste Darmabschnitt, in später näher zu erörternder Weise gebildet. (Siehe S. 95.)

Der Rumpfmesoblast gliedert sich dann wieder in den dorsalen aus Urwirbeln bestehenden und ventralen, unsegmentierten Mesoblast (Fig. 49).

Der ganze aus Dotterzellen bestehende Kern des Enteroderms wird zur Ernährung des Embryos verbraucht. Nur die äußerste Zellschicht wird zum Epithel des Darmes und seiner Anhangsdrüsen.

Entwicklung von After, Mund und Schwanz (Fig. 51—52).

Nachdem sich der ringförmige Urmund des Frosches zu einem linearen Schlitz umgewandelt hat, verdicken sich seine seitlichen Lippen und verwachsen in der Mitte des Schlitzes zu einem kurzen Streifen, dem Primitiv- oder besser Urmundstreifen. In seinem Bereiche

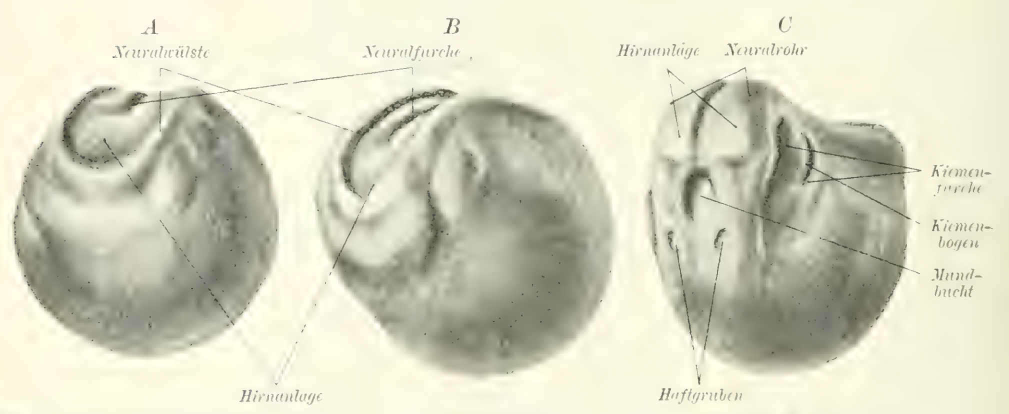


Fig. 51. Drei Keimlinge des Frosches von der Kopfseite her gesehen, nach den Modellen von F. Ziegler. A = Fig. 41 *B*, *B* = Fig. 41 *C*, *C* = Fig. 41 *D*.

hängen nun, wie Querschnitte lehren, alle drei Keimblätter zusammen. Der auf der Oberfläche des Urmundstreifens noch vorhandene rinnenförmige Rest des linearen Urmundes heißt Primitiv- oder Urmundrinne.

Vor und hinter dem Urmundstreifen besteht noch ein Rest der Urmundöffnung (Fig. 41 *B—D*).

Die weitere Verwendung dieser beiden Öffnungen ist bei Molch und Frosch eine verschiedene.

Bei den Fröschen wird der vor der Urmundrinne gelegene Urmundrest in den Boden des hinteren Endes des Medullarrohres einbezogen und verbindet dann als Canalis neurentericus das Medullarrohr mit dem Darm (Fig. 53).

Der hinter der Urmundrinne gelegene Urmundrest schließt sich nach kurzem Bestand als „Verafter" durch Verwachsung seiner Ränder.

Er wird zum bleibenden After dadurch, daß das Epidermisblatt sich an dieser Stelle grubenförmig unter Verdrängung des Mesoblasts bis zur Berührung mit dem Enteroderm einsenkt. Es bildet dann mit diesem die aus dem einschichtigen Hornblatt und einschichtigen Enteroderm im Grunde der Aftergrube den Darm abschließende Aftermembran. Erst mit dem Durchbruch dieser Aftermembran öffnet sich der Darm durch den Nachafter nach außen (Fig. 54).

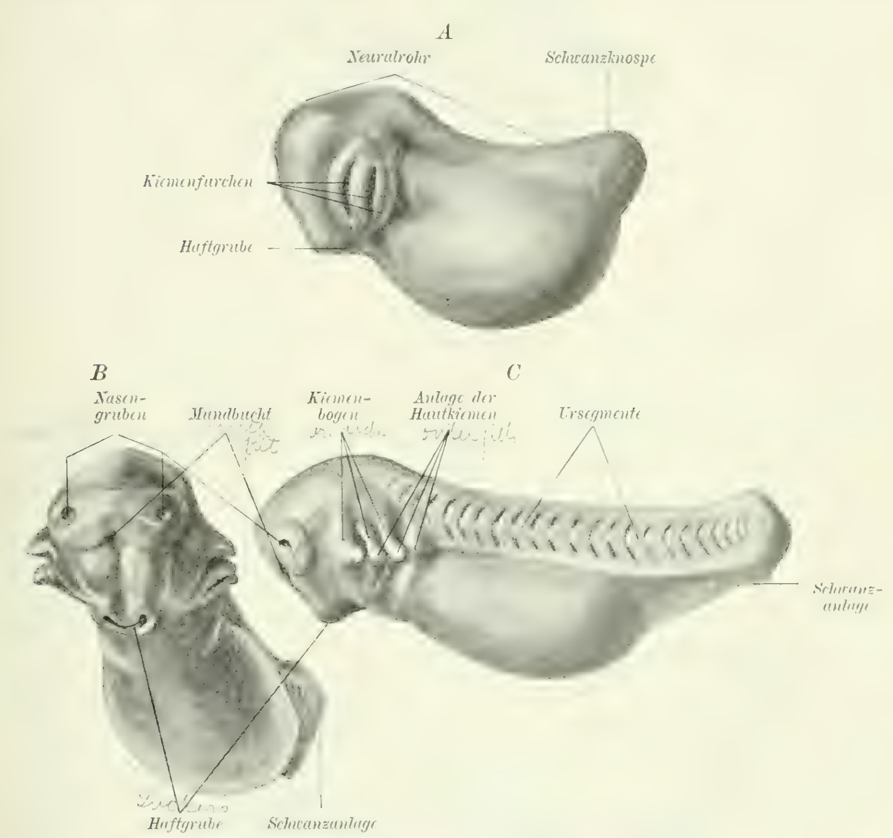


Fig. 52 *A*, *B*, *C*. Drei Keimlinge des Frosches vor dem Ausschlüpfen (*A*) und während des Ausschlüpfens aus den Fruchthüllen. *A* von der Seite, *B* von vorn, *C* von der Seite, nach den Modellen von F. Ziegler.

In ganz ähnlicher Weise entsteht vor dem vorderen blinden Ende des Darmes eine kleine, über der Anlage der beiden Haftscheiben gelegene Vertiefung, die Mundbucht (Fig. 51 u. 52 *B* u. *C*). Ihr Grund besteht aus einer Enterodermzellenlage und einer Zellschichte des Epidermisblattes. Diese Membran heißt die Rachenhaut (Fig. 54). Die Rachenhaut schwindet etwas später als die Aftermembran, und der Darm ist dann mit Mund und After ausgestattet.

Bei den Molchen dagegen verstreicht der vordere Urmundrest, ehe

es in seinem Gebiete zur Anlage des Rückenmarkes kommt. Außerdem ist die Rückenmarksanlage an dieser Stelle nicht ein Röhrchen, sondern solid. Es kann also auch nicht zur Bildung eines Canalis neurentericus kommen, sondern an seiner Stelle sieht man nur einen

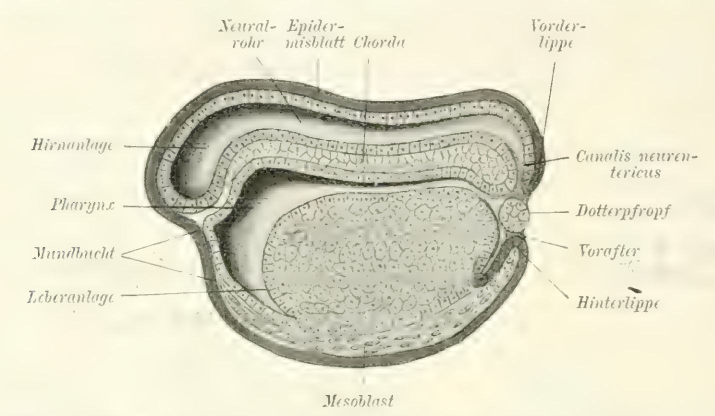


Fig. 53. Medianschnitt durch einen Froschkeimling des Stadiums Fig. 41 *D*.

soliden Zellstrang von der Rückenmarksanlage zum Darm verlaufen. Dieser Strang schwindet sehr bald wie der ganze vordere Urmundrest.

Der hinter dem Urmundstreifen gelegene Urmundrest oder „Vor-

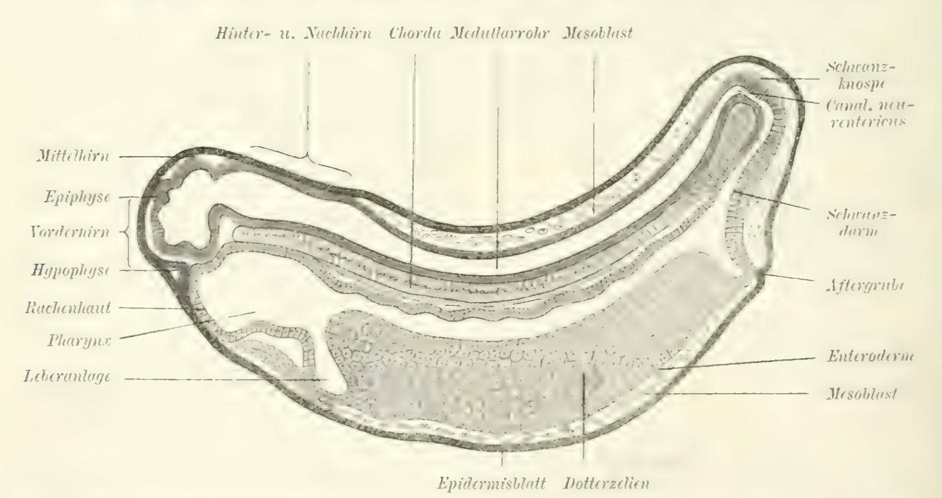


Fig. 54. Medianschnitt durch einen Krötenkeimling, etwa von dem Entwicklungsstadium Fig. 52 *A*, nach A. Götte.

after" bleibt offen und wird bei den Molchen direkt ohne Ausbildung einer Aftermembran zum bleibenden After.

Nun verdickt sich das Kaudalende des Keimlings zur Schwanzknospe (Fig. 41 *E*, 52 *A*) und liefert das Zellmaterial für den

auswachsenden Ruderschwanz (Fig. 52 *C*), unter dessen Wurzel die Afteröffnung zu liegen kommt. Die Schwanzknospe enthält in ihren noch undifferenzierten Zellen das Material zur Bildung die im Schwanze gelegenen Neuralrohres, der Chorda und der Urwirbel des Schwanzes.

Mit der Verlängerung der Schwanzanlage wird auch das hinter dem After gelegene Ende des Darmes als postanaler oder Schwanzdarm in den Schwanz einbezogen.

Es hängen dann bei Fröschen und Kröten im Ende der Schwanzanlage Neuralrohr und Schwanzdarm noch einige Zeit durch den Canalis neurentericus zusammen (Fig. 54). Nach der bald eintretenden Rückbildung des Canalis neurentericus besteht dessen unterer Schenkel noch einige Zeit als der nach hinten blind geschlossene Schwanzdarm. Unter der Chorda löst sich in der Folge noch ein dünner medianer Zellstrang vom Dache des Darmes als Hypochorda ab.

3. Gastrulation und Keimblattbildung der Amnioten.

Die Gastrulation der Amnioten ist rudimentär geworden und bei manchen Arten fast bis zur Unkenntlichkeit reduziert. Ihre Reste sind nur durch den Vergleich mit der Gastrulation der Anamnier verständlich. Außerdem ist die bei der Gastrulation des Frosches beschriebene Scheidung des bei Amphioxus und bei dem Molche noch einheitlichen Entoblasts in den Protentoblast (Wand des Urdarmes) und in den die Ergänzungshöhle umschließenden Dotterentoblast durch die verspätete Anlage des Protentoblasts noch auffälliger geworden.

Bei dem Frosche bildete sich zuerst der Protentoblast und gleich darauf die Dotterentoblastwand der Ergänzungshöhle (siehe die Fig. 42 *A*, *B*, *C*, *D*). Bei den Amnioten dagegen wird zuerst der die Ergänzungshöhle umschließende Dotterentoblast gebildet. Viel später, erst nach Anlage des Embryonalschildes, bildet sich die Einstülpung des Urdarmes und damit der Protentoblast (Heterochronie). Aber hier bei den Amnioten wie dort bei den Amphibien kommuniziert nachträglich die Urdarmhöhle mit der Ergänzungshöhle und bildet so die primitive Darmhöhle (Fig. 67 *A* u. *B*).

Diese zeitliche Differenz in der Anlage des Protentoblasts und Dotterentoblasts hat manche Autoren veranlaßt, die Gastrulation der Amnioten in zwei Phasen zu beschreiben. Die erste Phase liefert den Dotterentoblast, die zweite den Protentoblast. Diese Darstellung ist zwar didaktisch bequem, aber meiner Meinung nach nicht richtig, denn es gibt bei den Amnioten vielfach überhaupt keine typische Gastrulation mehr. Vielmehr ist diese nur ein durch zeitliche Verschiebungen der

sie charakterisierenden Vorgänge und durch deren Rudimentärwerden ganz verwischtes Überbleibsel des bei Amphioxus so charakteristischen Vorganges.

Am wenigsten reduziert ist der Gastrulationsvorgang noch bei den Reptilien. Ohne seine Kenntnis bleibt die Gastrulation der Vögel und Säugetiere ganz unverständlich.

Wir erinnern uns, daß die durch partielle Furchung gelieferte Keimhaut oder das Blastoderm der Sauropsiden (der Reptilien und der Vögel) aus einer oberen epithelialen Zellschicht, dem Ektoblast, und einer unteren Lage größerer dotterreicherer Zellen, dem Dotterentoblast, besteht (siehe Fig. 25 *A* u. *B*).

Der Dotterentoblast entspricht der Gesamtheit der Dotterzellen in der Amphibienblastula, ist aber bei den Sauropsiden flächenhaft auf

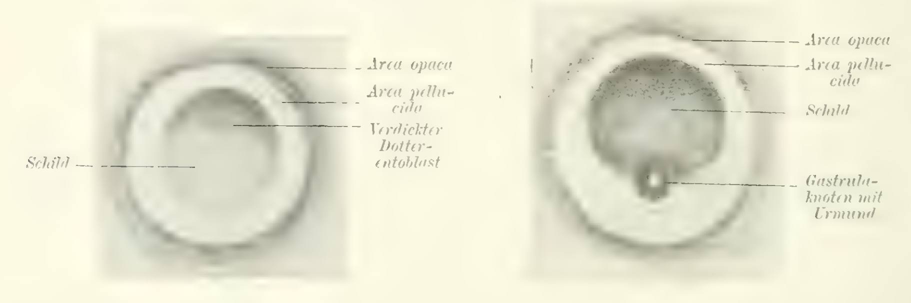


Fig. 55. Fig. 56.

Fig. 55. Flächenbild der Keimhaut einer Dohle mit zentraler durch die Zylinderform der Ektoblastzellen bedingter kreisförmiger Trübung, der Anlage des Embryoschildes. Die mondsichelförmige dunkle Stelle vorn in der Schildanlage ist durch den in dieser Gegend verdickten Dotterentoblast, die Ergänzungsplatte, bedingt.

Fig. 56. Flächenbild einer etwas älteren Keimhaut der Dohle mit Schild, Gastrulaknoten und Gastrulagrube.

Beide Abbildungen nach gefärbten durchsichtigen Präparaten gezeichnet. Vergr. 10 : 1.

dem kugelförmigen Dotterklumpen ausgebreitet und umwächst diesen erst allmählich (vergl. die Fig. 25 u. 61 *A*). Gleichzeitig nehmen die Zellen des Dotterentoblasts Dotterelemente in sich auf, verarbeiten sie und funktionieren nun wie Makromeren.

Sehr bald nach der Bildung der Keimhaut und deren Scheidung in Ektoblast und Dotterentoblast nehmen die Ektoblastzellen in einem bestimmten zentral gelegenen Gebiete des hellen Fruchthofes die Gestalt schlanker Prismen an. Die ausgeschnittene Keimhaut zeigt deshalb bei Flächenbetrachtung im durchfallenden Lichte eine dunklere, undurchsichtige Stelle von rundlicher, später ovaler Form. Sie ist die erste Anlage des Embryonalleibes, der Embryonalschild, auch kurzweg der Schild (Fig. 55, 56 u. 58).

In den Reptilienschilden hängen am hinteren Schildende Ektoblast

und Dotterentoblast im Bereiche einer kleinen Stelle, der Urmund- oder Primitivplatte (Fig. 57), zusammen. Diese Platte verdickt sich rasch zum Gastrulaknoten, und auf ihm markiert eine kleine Grube, die Urmund- oder Gastrulagrube, die beginnende Urdarmeinstülpung (Fig. 58).

Im Embryonalschilde der Vögel ist eine Gastrulaplatte, in deren Bereich Ektoblast und Dotterentoblast zusammenhängen, ebensowenig nachgewiesen wie bei den Säugetieren.

Der Embryonalschild bildet sich bei den Säugetieren folgendermaßen. Die kleinen etwa 1/2—1 mm großen Säugetierkeimblasen bestehen, im Uterus angekommen, aus einer Schicht kubischer oder flacher Zellen, deren Innenfläche am animalen Pole der Embryonalknoten anliegt. Er tritt in seinem Massen-

Fig. 57. Medianschnitt durch das Blastoderm einer Eidechse mit Gastrula- oder „Primitiv“platte; halbschematisch. Der Embryonalschild reicht von × bis ×.

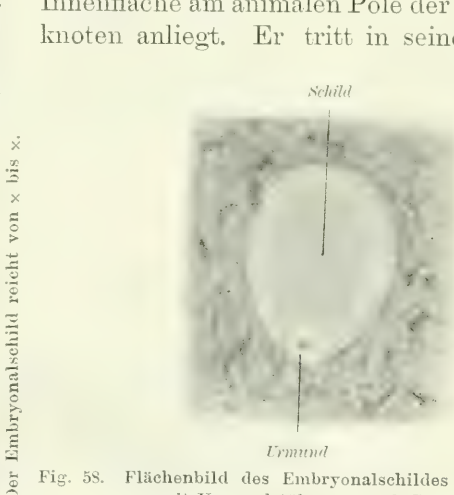
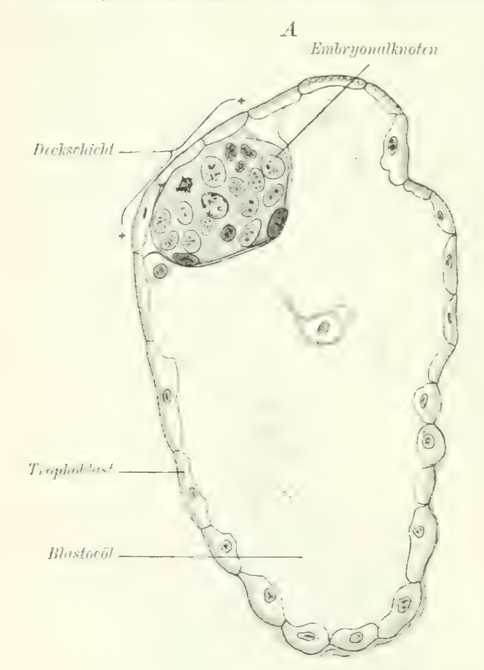


Fig. 58. Flächenbild des Embryonalschildes einer Eidechse mit Urmundstülpung, nach Peter.

verhältnis gegenüber der an Größe zunehmenden Keimblase immer mehr zurück (Fig. 28 *C* und 59).

Die aus Ektoblast bestehende Wand der Keimblase heißt nun im Hinblick auf ihre physiologische Aufgabe, nämlich die Ernährung der dotterlosen Keimblase durch Stoffaufnahme von außen, von der Uterushöhle her, auch Trophoblast (Fig. 59 *A*). Der Teil des Trophoblasts, welcher den Embryonalknoten äußerlich deckt, heißt Deckschicht. Nun entsteht in dem ursprünglich soliden Embryonalknoten durch Aus-

einanderweichen seiner Zellen eine zentrale Höhle. Dadurch wird der Embryonalknoten zu einer dickwandigen, von schlanken Epithelzellen begrenzten kleinen Blase, zur Embryoblase oder Embryocystis (Fig. 59 *B*). Ihr Dach öffnet sich durch Auseinanderweichen (und teilweisen Zerfall?) ihrer Zellen und der Deckschichtzellen. Der dadurch entstandene napfförmige Rest der Embryocyste verbindet sich mit dem Trophoblast, verflacht sich und nimmt dann durch rege Zellvermehrung an Umfang und Dicke zu. Er liegt dann vorübergehend in der Ebene des Trophoblasts (Fig. 59 *C*), überragt ihn aber bald und wölbt sich später als Embryonalschild uhrglasartig konvex über dessen Fläche empor (Fig. 62 u. Fig. 154).



Die anfänglich unter der Deckschicht gelegene Anlage des Schil-

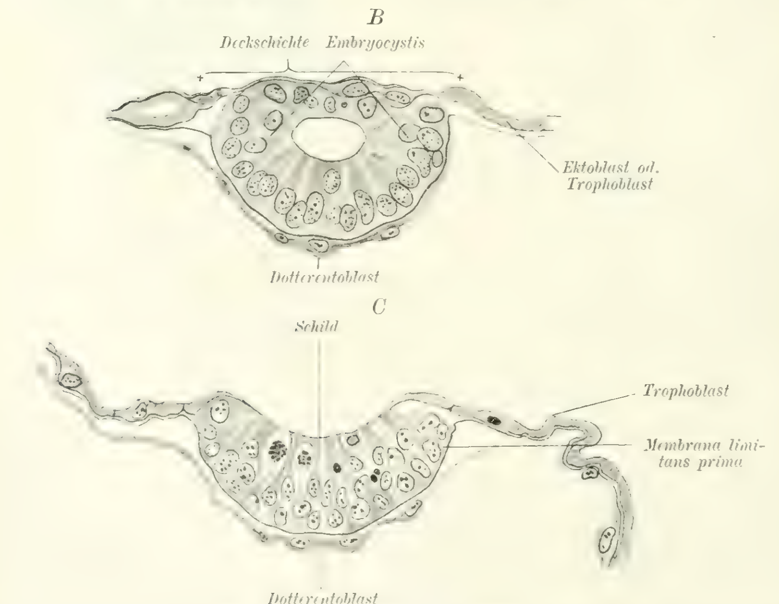


Fig. 59 *A*, *B*, *C*. Drei Schnittbilder durch Keimblasen des Rehes, die Umbildung des Embryonalknotens zur Embryocystis und zu dem Embryonalschild zeigend, nach Keibel. Der Schnitt *A* geht durch die ganze Keimblase, die Schnitte *B* und *C* enthalten nur den Keimpol der Keimblase mit den Embryocystis und mit dem Schild und einen Teil der angrenzenden Keimblasenwand.

des (Fig. 59 *A*) wird also nach Schwund der Deckschicht in die Keimblasenwand (Fig. 60) einbezogen.

Noch während die Embryonalanlage Knoten- oder Schalenform besitzt (Schaf, Reh, Schwein) oder erst im Stadium der Schildanlage (Hund, Fig. 60), sondert sich deren unterste flache Zellschicht als Dotterentoblast (Fig. 59 u. 60 *b*) und wächst an der Innenfläche des

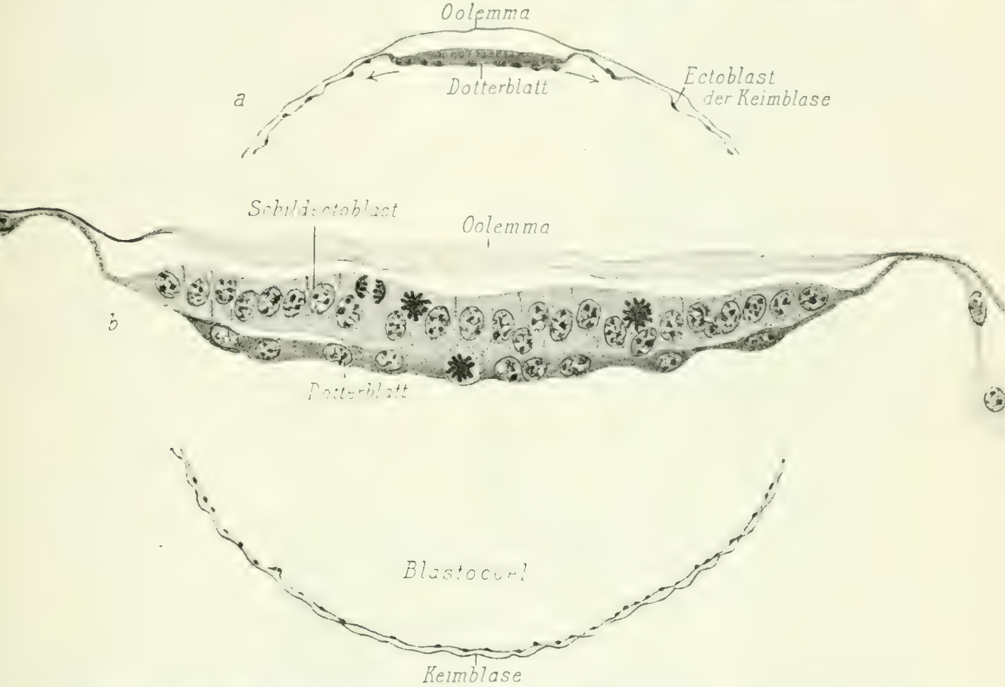


Fig. 60 *a* u. *b*. Zwei Medianschnitte durch den Embryonalschild und die Keimblase des Hundes (*a*) bei schwacher und durch den Schild (*b*) bei starker Vergrößerung.

Trophoblasts bis zum Gegenpol der kleinen Keimblase weiter. So wird die ursprünglich nur aus einer Trophoblastzellenschicht bestehende Keimblasenwand doppelschichtig.

Die Säugetierkeimblase besteht dann, abgesehen von dem noch vorhandenen oder schon aufgelösten Oolemma:

1. aus dem Schildektoblast oder embryonalen Ektoblast. Auf seiner Oberfläche können sich bei manchen Tieren noch Reste der Deckschicht kürzere oder längere Zeit vorfinden (namentlich bei Nagetieren). Der Schildektoblastrand hängt peripher mit dem Keimblasenektoblast oder Trophoblast zusammen (Fig. 60 *a* u. *b*). Aus diesem geht ein Teil der Frucht- oder Embryonalhüllen hervor;
2. aus der inneren Schicht der Keimblase, dem Dotterentoblast oder Dotterblatt (Fig. 60 *b*).

Wie diese Art der Dotterblatt-, Embryonalknoten- und Schildbildung von der Schildbildung bei den Reptilien ableitbar ist, kann gegenwärtig noch nicht mit Sicherheit angegeben werden.

Die Bezeichnung „Dotter"-Entoblast für die innere dotterlose Schicht der Säugetierkeimblase ist aus Gründen der vergleichenden Embryologie geboten.

Durch den allmählich in der Säugetierreihe zunehmenden Dotterverlust sind die ursprünglich sehr dotterreichen Eizellen (Echidna, Schnabeltier) immer dotterärmer, immer kleiner und endlich wieder holoblastisch geworden. Mit dem Fehlen des Dotters fällt auch die

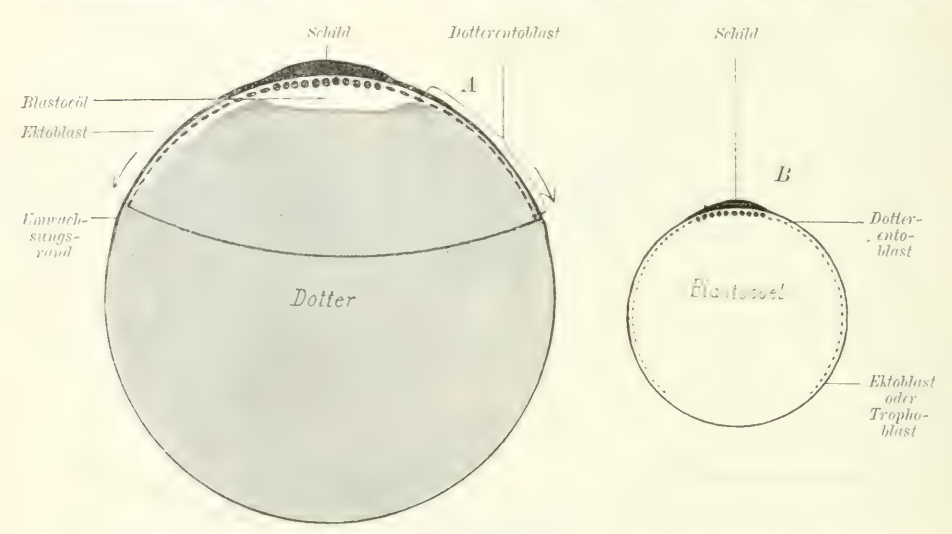


Fig. 61. *A* Schematischer Medianschnitt durch die bis zu den Pfeilen reichende kalottenartig dem großen Dotter aufsitzende Keimhaut eines Sauropsiden oder eines eierlegenden Säugetiers (Monotremen). *B* Ein ebensolcher Schnitt durch die kleine dotterlose Keimblase eines viviparen Säugetieres.

Nachfurchung weg, und die von der Unterfläche des Embryonalknotens abgegliederte Zellschicht braucht keine große Dotterkugel mehr zu umwachsen (Fig. 61 *A*), sondern kann sich bei kleinen Keimblasen sehr früh am Gegenpol schließen (Fig 61 *B*). Das Blastocöl enthält dann an Stelle des Dotters eine eiweißreiche, von außen aus der Uterushöhle aufgenommene Nährflüssigkeit. Ein Vergleich der beiden Schemata in Figur 61 sowie der Funktion und weiteren Gliederung der inneren Keimschicht bei den Amnioten ergibt die Berechtigung, sie trotz des fehlenden Dotters als Dotterentoblast zu bezeichnen.

Wie früher der Embryonalknoten, so ist nun der Embryonalschild leicht an der Keimblase zu erkennen.

Noch in dem rundlichen oder eben ovale Form annehmenden Schilde tritt entweder zentral (z. B. beim Schafe, Fig. 62, und beim Hunde) oder etwas exzentrisch oder randständig nach hinten (z. B. beim Kaninchen)

eine rundliche, bald aber kaudalwärts auswachsende Trübung auf. Sie wird ähnlich wie bei den Sauropsiden durch Verdickung des Ektoblasts zu dem Primitiv- oder Gastrulaknoten bedingt. An ihm kann man eine kleine Einbuchtung finden (Schaf, Hund). Dieselbe kann aber auch in vielen Fällen zunächst noch fehlen und tritt dann erst später auf. Die Unterfläche des Gastrulaknotens (Hensen'scher Knoten der Autoren) verwächst sehr bald mit der Oberfläche des Dotterentoblasts.

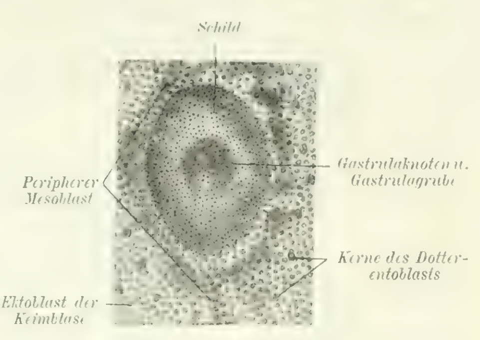


Fig. 62. Flächenbild eines Embryonalschildes vom Schafe mit Gastrulaknoten und Gastrulagrube. Vergr. 34:1. Nach dem gefärbten Präparate im durchfallenden Licht gezeichnet.

Auf der Grundlage der geschilderten Entwicklungsstadien von Reptilien, Vögeln und Säugetieren können wir nun den weiteren Verlauf der Gastrulation bei allen drei Gruppen zusammenfassend schildern.

Die Gestalt der Urmundgrube ist bei den Reptilien eine sehr wechselnde. Meist geht sie aus der ursprünglichen Kraterform (Fig. 58) in die einer quergestellten oder hufeisenförmigen Spalte über, die sich

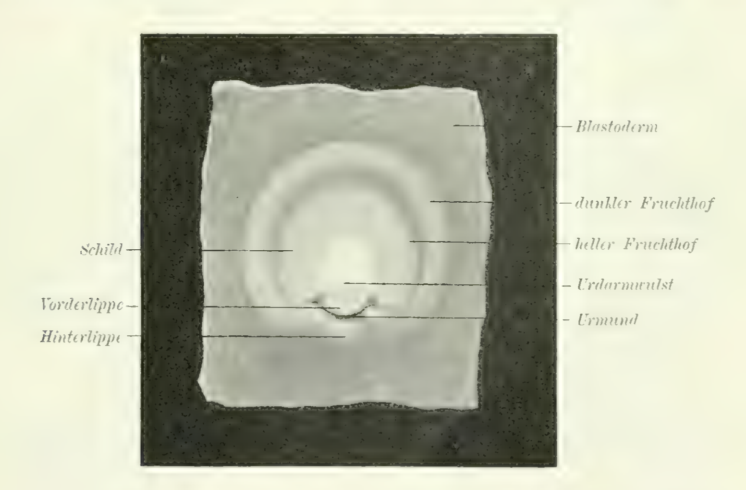


Fig. 63. Flächenbild des Embryonalschildes einer Schildkröte (Emys taurica) mit hufeisenförmigem Urmund. Als ungefärbtes Präparat in auffallendem Lichte auf dunklem Grunde gezeichnet. Vergr. 10 : 1. Nach einem Präparat von Mehnert.)

bald durch eine deutliche dorsale oder Vorderlippe und ventrale oder Hinterlippe begrenzt (Fig. 63).

Nun vertieft sich der Urmund und stülpt sich entweder zu einem flachen taschenartigen oder auch nur röhrenförmigen Urdarm ein.

Seine aus Protentoblast bestehende epitheliale Wand hängt mit den Urmundlippen durch Umschlag zusammen. Er wächst zwischen Schild-

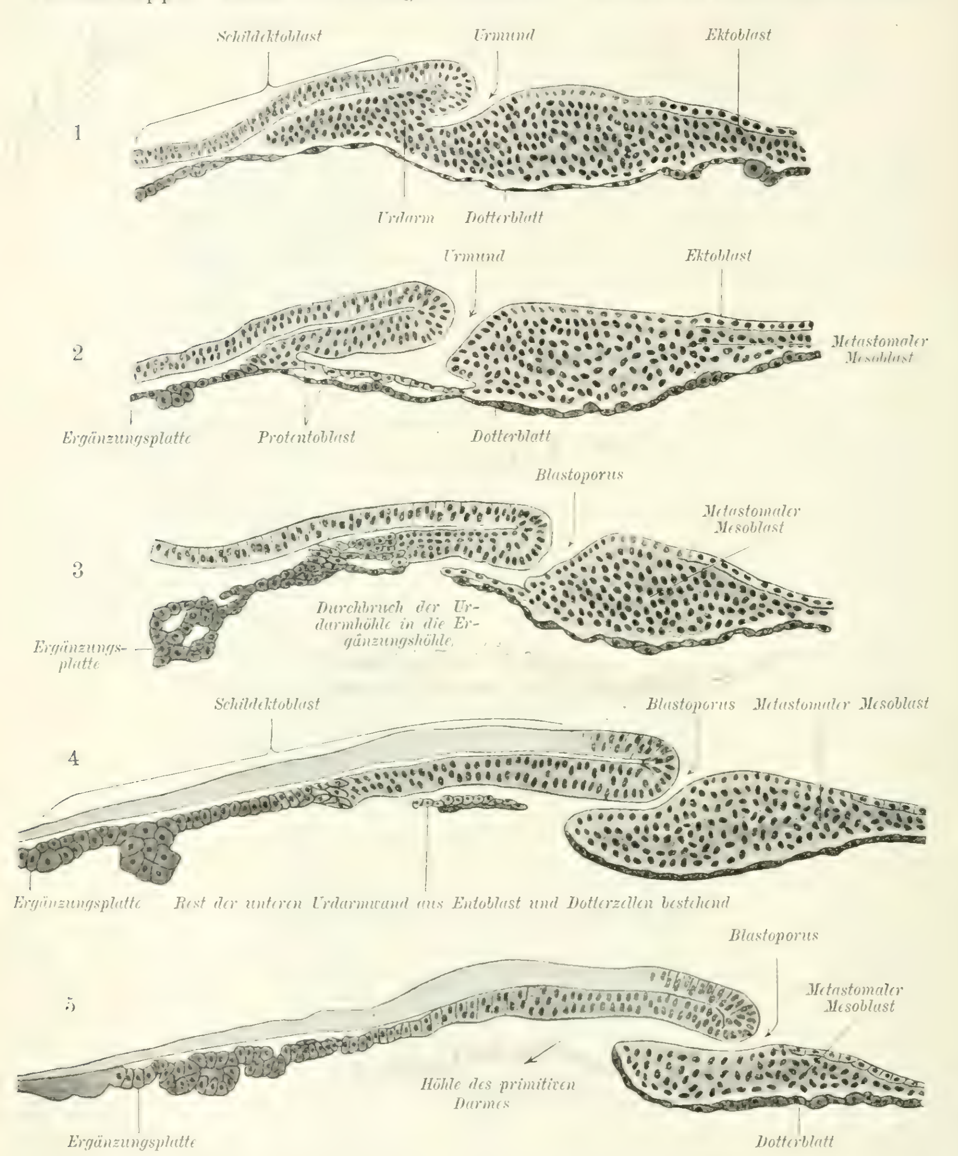


Fig. 64. 1, 2, 3, 4, 5 Fünf Medianschnitte durch den Schild einer Eidechse in verschiedenen Stadien der Gastrulation und der ventralen Eröffnung des Urdarmes, nach Wenckebach, aber mit etwas anderer Bezeichnung. Nach ventraler Eröffnung des Urdarmes führt der Blastoporus in den primitiven Darm.

ektoblast und Dotterentoblast nach vorn. Seine untere Wand verbindet sich dann, ohne den vorderen Schildrand zu erreichen, in ganzer Ausdehnung mit dem Dotterentoblast. Sein vorderer Rand verwächst mit

der „Ergänzungsplatte" (Fig. 64, *1* u. *2*), so daß beide nicht mehr voneinander abgrenzbar sind (Fig. 64, *3*).

Die Ergänzungsplatte (Protochordalplatte interepitheliale Zellmasse, Endodermknoten der Autoren) ist ein schon bei den Amphibien angedeuteter, bei allen Amnioten sehr früh auffallender, verdickter, unter dem Kopfende des Schildes gelegener Teil des Dotter-

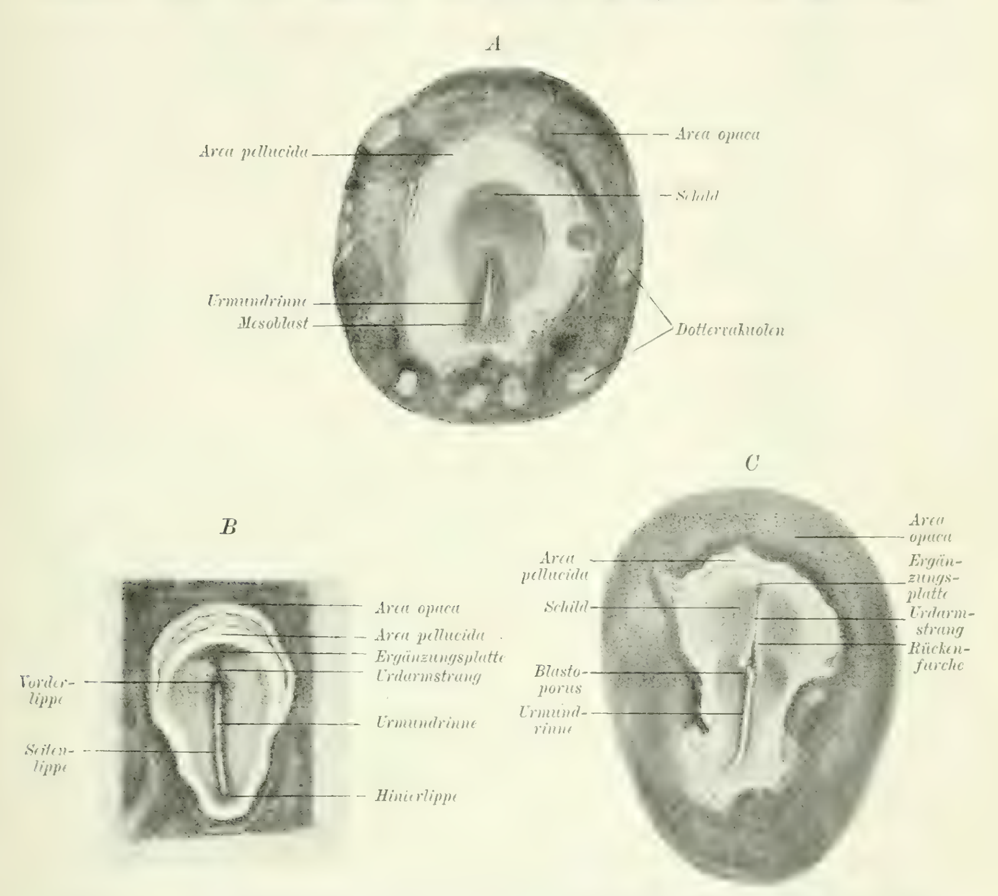


Fig. 65 *A*, *B*, *C*. Embryonalschilde vom Hühnchen, nach durchsichtigen Präparaten im durchfallenden Licht gezeichnet. Vergr. ca. 10 : 1.

entoblasts. Sie bedingt die schon in Figur 56 auffallende Trübung im hellen Fruchthof, ist bei den Sauropsiden wohl entwickelt, bei Säugetieren aber sehr reduziert, oft nur spurweise angedeutet und deshalb bei ihnen meist übersehen oder in ihrer Bedeutung nicht genügend gewürdigt worden.

Ich bezeichne den verdickten Dotterentoblast vor dem vorderen Urdarmende als „Ergänzungsplatte", weil aus ihm, wie sich später zeigen wird, hervorgeht:

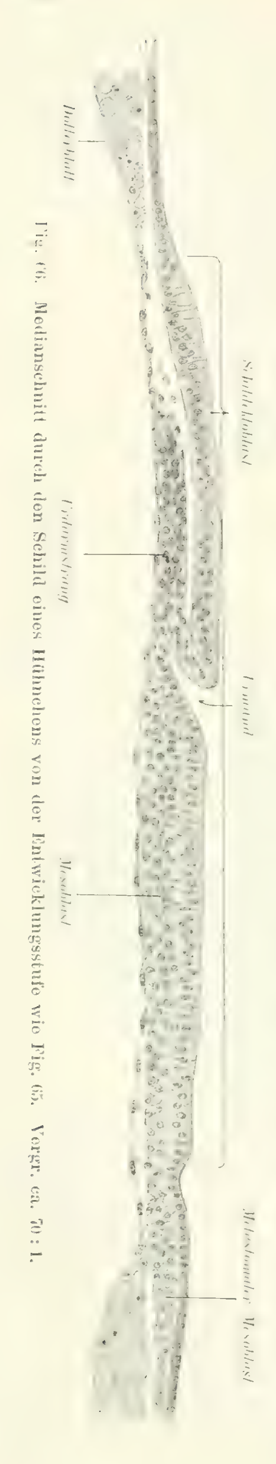


Fig. 66. Medianschnitt durch den Schild eines Hühnchens von der Entwicklungsstufe wie Fig. 65. Vergr. ca. 70 : 1.

1. der Mesoblast im Bereiche des späteren Vorderkopfes (Kopfmesoblast);
2. das vorderste Stück der Chorda dorsalis (Kopfchorda).

   Beide dienen somit zur Ergänzung des Rumpfmesoblasts und der Rumpfchorda;
3. liefert die Ergänzungsplatte die Wand der aus ihr entstehenden Kopfhöhlen und damit eine Ergänzung der späteren Darmhöhle;
4. endlich bildet sich aus dem vordersten Teil der Ergänzungsplatte das innere Blatt der primitiven Rachenhaut an der Stelle des späteren Mundes. —

Die konvexe Urdarmwand wölbt, namentlich in Querschnitten deutlich, den Schildektoblast und Dotterentoblast in Gestalt des dorsalen und ventralen Urdarmwulstes vor.

Ist der Urdarm schon bei gewissen Reptilien zu einem engen Rohre reduziert (z. B. bei der Eidechse), so nimmt seine Reduktion bei Vögeln und Säugern derart zu, daß er vielfach nur noch als solider Strang, als Urdarmstrang (Kopffortsatz, Chordaanlage der Autoren (Fig. 65 u. 66), angelegt wird. Stets senkt sich in dessen Basis hinter der Vorderlippe des Urmundes eine deutliche Grube ein (Fig. 66); meist erhält er auch durch Auseinanderweichen seiner axialen Zellen eine enge Lichtung (Wasservögel, Fledermaus, Maulwurf, Meerschweinchen, Schaf, Mensch). Kommuniziert die Grube mit der axialen Lichtung, so besteht ein typischer Urdarm, der sich ventral eröffnet (Fig. 64, 67 *B*).

Es ist nicht richtig, in diesem Stadium, wie vielfach üblich, von einem „Chordakanal" zu sprechen, denn die Wand des kanalisierten Urdarmrudimentes liefert nicht nur Material für die Chorda, sondern auch Mesoblast. Auch die neuerdings gebrauchte Bezeichnung „Mesodermsäckchen" für den noch mit einer mehr oder weniger deutlichen Lichtung versehenen Urdarmstrang lehne ich ab. Denn aus den Seitenwänden des Urdarmrestes geht nicht nur Mesoblast, sondern aus seinem Dach geht auch die Chorda hervor. Nennt man bei den niederen Wirbeltieren und den Reptilien die wohlentwickelte Gastrulaeinstülpung Urdarm, so muß man auch die rudimentäre Einstülpung der höheren

Tiere und des Menschen ebenso und nicht mit einem neuen Namen bezeichnen. Denn hier wie dort ist diese Einstülpung durch den hinter ihr gelegenen Urmund zugänglich. Hier wie dort liefern die Seitenwände der Einstülpung Mesoblast und das Dach die Chorda. Homologe Organe bezeichnet man aber auch mit gleichen Namen, ob sie groß oder klein, wohlentwickelt oder rudimentär sind. Wir sprechen doch auch noch bei Säugetieren und beim Menschen von einer Chorda, obgleich sie der Chorda niederer Wirbeltiere, z. B. der eines Störs gegenüber, nur ein ganz kümmerliches Organ ist.

Der Umstand, daß die Urdarmwand parallel der Reduktion des Urdarmes immer weniger Anteil an der Bildung der Wand des bleibenden Darmes nimmt, darf ebensowenig gegen die Bezeichnung „Urdarm" und zugunsten der Bezeichnungen „Kopffortsatz", „Chordakanal" oder „Mesodermsäckchen" geltend gemacht

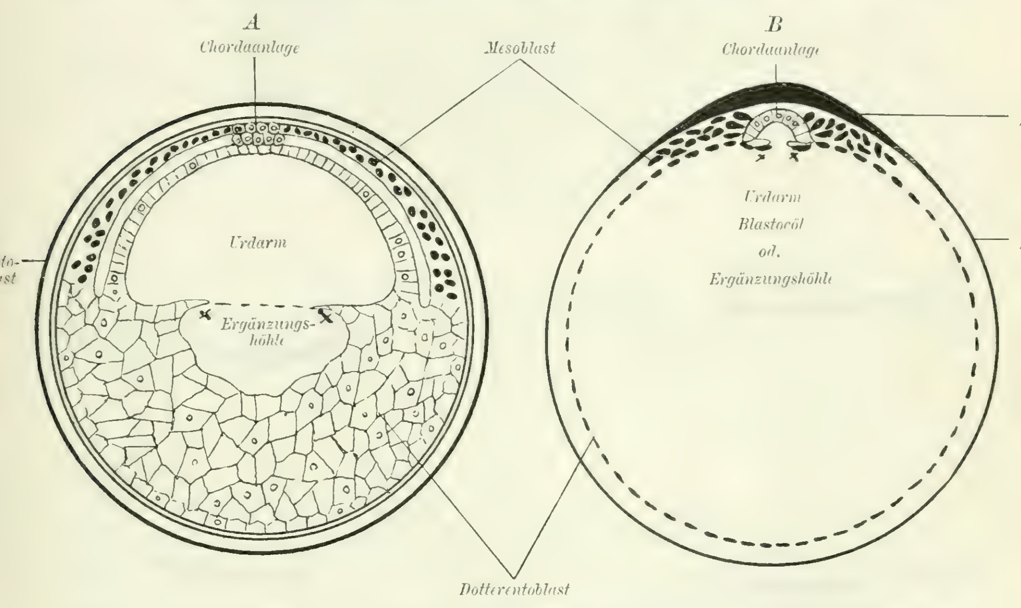


Fig. 67. Zwei Schemata der ventralen Eröffnung des Urdarmes und der Chorda- und Mesoblastbildung *A* bei Frosch, *B* bei Amnioten.

werden. Schon beim Frosch wird der größte Teil des Dauerdarmes durch den Dotterentoblast geliefert. Parallel dem Rudimentärwerden des Urdarmes bei den höheren Wirbeltieren übernimmt der Dotterentoblast allmählich ganz die Bildung der epithelialen Darmwand, genau so wie an Stelle der Vorniere bei den höheren Wirbeltieren allmählich die Ur- und Nachniere tritt. Ohne eine solche Reduktion alter Organe und die Substitution durch allmählich sich immer weiter entwickelnde neue ist ja überhaupt keine Umbildung der Systeme und des Organismus denkbar, wie wir eine solche in der Tierwelt doch tatsächlich sehen.

Das Dach des Urdarmes bleibt bis auf den Zusammenhang nach hinten mit den Urmundlippen stets vom Schildektoblast getrennt. Die ventrale Urdarmwand verwächst mit dem Dotterblatt. Die aus dem Protentoblast und dem Dotterentoblast, welcher die Ergänzungshöhle deckt, bestehende Wand zwischen Urdarm- und Ergänzungshöhle reißt

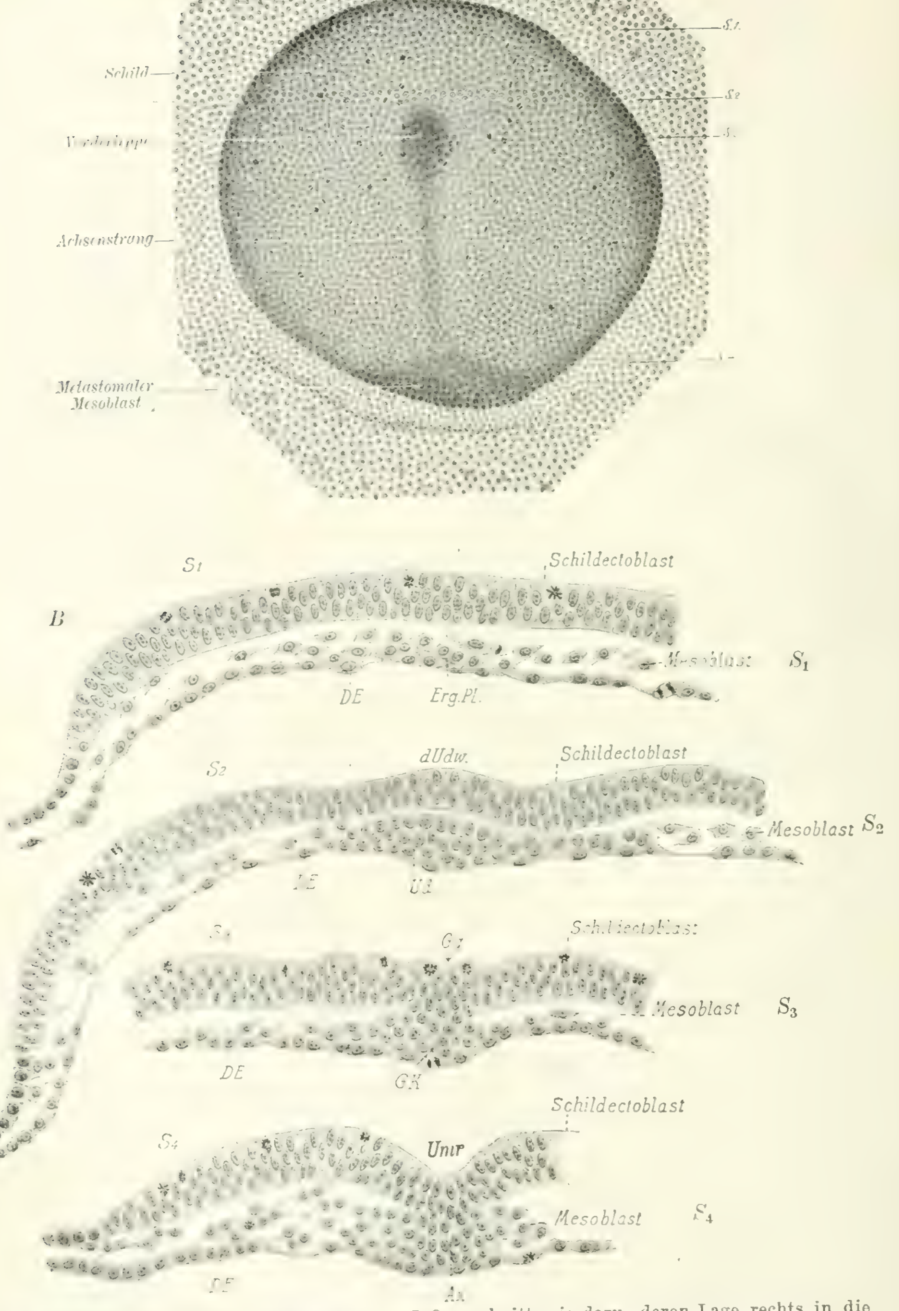


Fig. 68. *A* Schild vom Hunde, Vergr. ca. 60 : 1, *B* Querschnittserie dazu, deren Lage rechts in die Fig. *A* eingetragen ist. *DE* = Dotterentoblast: *Erg.Pl.* = Ergänzungsplatte: *dUdw.* — dorsaler Urdarmwulst: *Ud* = Urdarmstrang: *Gg* = Gastrulagrube: *GK* = Gastrulaknoten: *Umr* = Urmundrinne: *Ax* = Achsenstrang. Vergr. ca. 200 : 1.

schließlich an einer oder mehreren Stellen ein (Fig. 64, *2, 3* u. *4*). Nun kommuniziert die Urdarmhöhle, wie beim Frosche (Fig. 67), mit der Ergänzungshöhle. Es ist die primitive Darmhöhle gebildet worden, die nun durch den Urmund oder, wie er jetzt besser heißt, den Blastoporus von außen zugänglich ist (Fig. 69).

Bei manchen Säugetieren kommt es nur zu einer ganz vorübergehenden oder zu gar keiner Blastoporusbildung mehr, bei anderen, und namentlich bei dem Menschen, wird dagegen ein sehr deutlicher Blastoporus gebildet (Fig. 79).

Diese Stadien entsprechen, wie Längs- und Querschnitte beweisen, vollkommen den gleichen Entwicklungsstadien des Frosches, die zur Bildung des primitiven Darmes führen (siehe die Figur 67). Hier wie dort wird der größte Teil der Wand des primitiven Darmes durch den Dotterentoblast gebildet (Fig. 67 *A*), während die Beteiligung des Protentoblasts an der Begrenzung der primitiven Darmhöhle parallel der

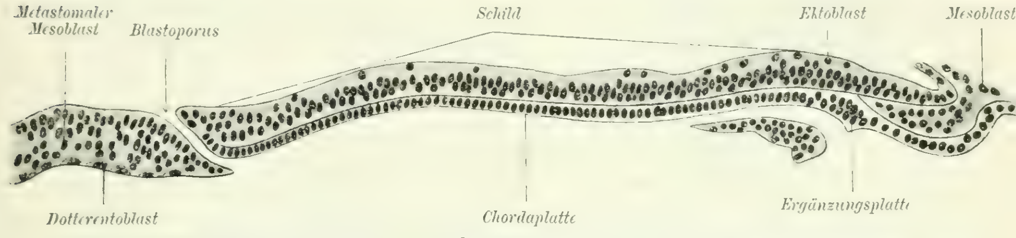


Fig. 69. Medianschnitt durch den ventral eröffneten Urdarm eines Fledermauskeimlings, nach van Beneden.

Rückbildung des Urdarmes immer geringer wird. Aber hier wie dort vereinigen sich Protentoblast und Dotterblatt zur einheitlichen Begrenzung des primitiven Darmes. Der rinnenförmige Urdarmrest, die Urdarmrinne, verwächst mit seinen Rändern mit dem Dotterentoblast und bildet so gleichsam den Schlußstein des primitiven Darmes (Fig. 67 *B*).

Gleichzeitig vollziehen sich auch am Urmund Umbildungen, die zur Blastoporus- und „Primitivrinnenbildung“ der Vögel und Säuger hinüberleiten.

Schon bei dem Frosch wurde (Fig. 41 *B* u. *C*) der Urmund vor seinem Verschluß linear verlängert. Dasselbe geschieht in gesteigertem Grade mit dem Urmunde mancher Reptilien und noch mehr bei Vögeln und Säugetieren.

Die hufeisenförmig den Urmund umfassenden Schenkel der Vorderlippe verlängern sich nach hinten und nähern sich medianwärts einander immer mehr und mehr. So entsteht eine allmählich sich nach hinten verlängernde Rinne, die Urmundrinne. Sie wird rechts und links von den seitlichen Urmundlippen begrenzt (Fig. 65 u. 71).

Das vordere Ende der Urmundrinne führt durch den immer enger werdenden schlitzförmigen Blastoporus in den primitiven Darm (Fig. 69).

Schließlich schwindet durch Verwachsung der Seitenlippen die Urmundrinne vollkommen.

Bei Vögeln und Säugetieren verlängert sich während der Bildung, Kanalisierung und Eröffnung des Urdarmstranges der Urmund in noch auffallenderer Weise linear nach hinten (Fig. 65 *A* u. *B*, Fig. 68 *A*, Fig. 70, 71 u. 72). Dadurch kommt es, während die Embryonalschilde aus der ovalen in die Birn- und Schuhsohlenform übergehen, zur Bildung einer auffallend langen, bei den Vögeln mitunter nach hinten gegabelten (Fig. 76), aber sehr verschieden tiefen Urmundrinne.

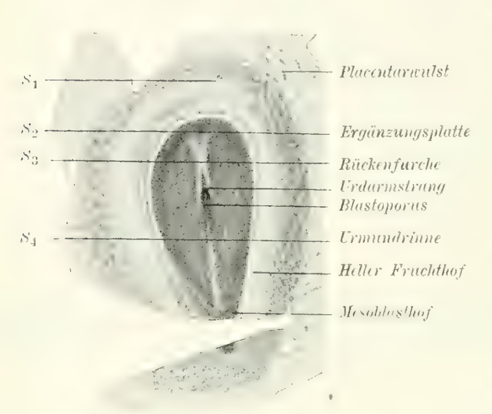


Fig. 70. Birnförmiger Embryonalschild des Hundes mit Rückenfurche und Urmundrinne. Vergr. ca. 8 : 1.

Der ventral eingebogene Boden dieser Rinne heißt U r m u n d l e i s t e und erscheint als lineare axiale Trübung im durchsichtigen Präparate.

Früher nannte man die Rinne und die streifenförmige Trübung, die man als die allerersten Differenzierungen im Schilde betrachtete, „Primitivstreif" und „Primitivrinne". Da diese Bezeichnungen über ihre vergleichend morphologische Bedeutung nichts aussagen, verwendet man sie am besten nicht mehr.

Am vorderen Ende der Urmundrinne markiert sich der Rest des Gastrulaknotens als Vorderlippe, am hinteren Ende ist ein der Hinterlippe des Urmundes entsprechender Knoten als mehr oder weniger deutliche Trübung im durchsichtigen Präparat zu erkennen (Fig. 71). Meist schwindet bei Vögeln und Säugetieren der Blastoporus, soweit ein solcher überhaupt noch gebildet wird, nach kurzem Bestehen. Stets aber hängen im Bereiche des Gastrulaknotens alle drei Keimblätter zusammen. Vielfach findet sich in dem Bereiche des Gastrulaknotens auch noch eine Andeutung der schon bei den Amphibien erwähnten Querspalte im Mesoblast.

Eine nach Bildung der Urmundrinne und -leiste durch den Embryo gelegte Medianebene scheidet diesen in eine rechte und linke Hälfte. Außerdem läßt sich nun der vor der Urmundrinne gelegene Körperteil, durch welchen der Urdarm durchschimmert, von dem von der Urmundrinne durchzogenen Körperregion abgrenzen.

Vor der Vorderlippe des Urmundes verdickt sich der Schildektoblast (Fig. 65, 71 *A*), während er im Bereiche der Urmundrinne dünner ist. Dadurch grenzt sich in der erst birnförmigen, dann aber mehr

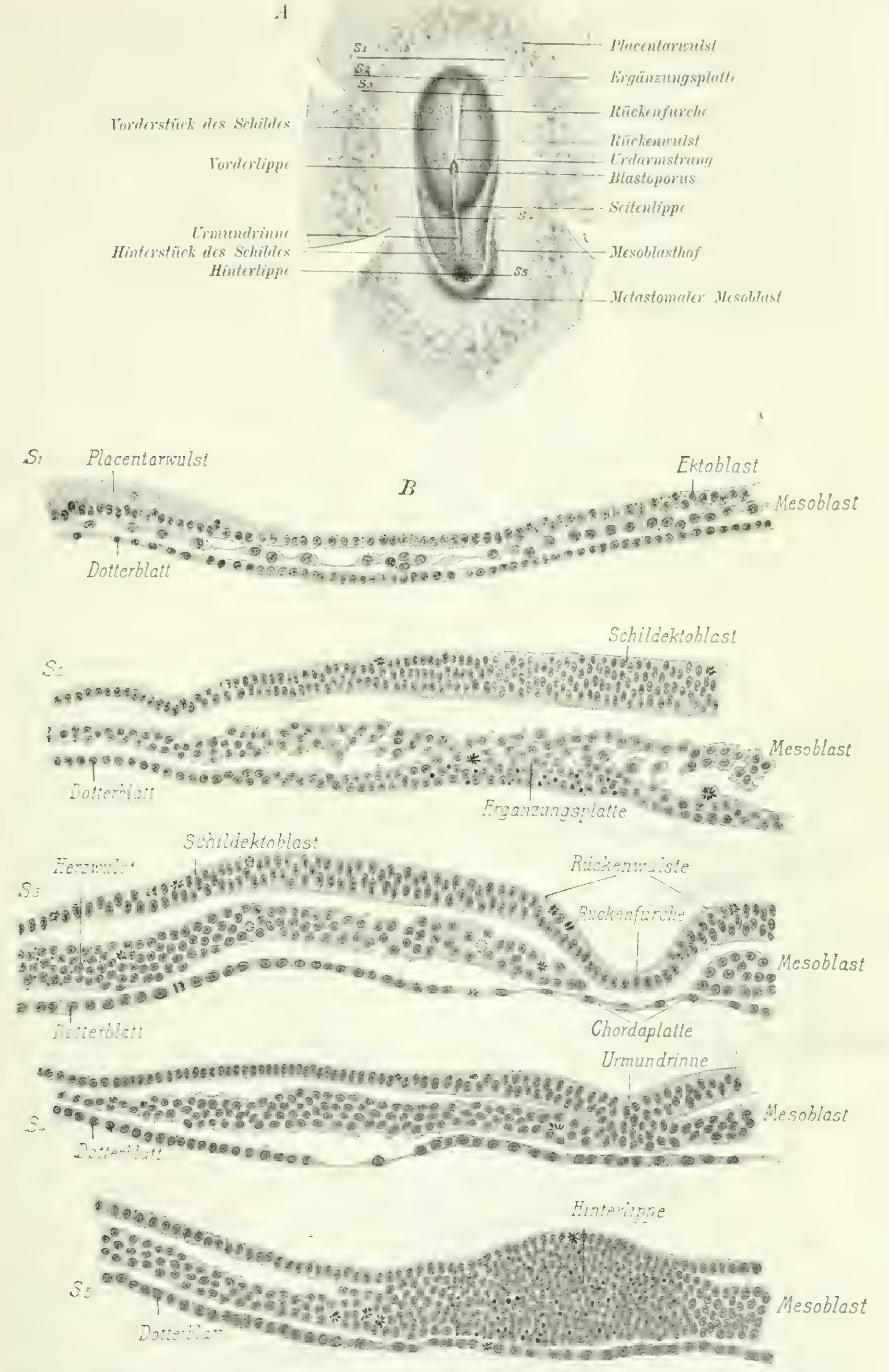


Fig. 71. *A* Etwas weiter entwickelter Keimling des Hundes mit Mesoblasthof. Vergr. ca. 8 : 1. *B* Querschnitt dazu, deren Lage in der Figur mit Zahlen bezeichnet ist. Vergr. ca. 200 : 1.

schuhsohlenförmigen Embryonalanlage ein vorderes ovales, dunkleres Vorderstück von einem helleren Hinterstück ab. Durch nachträgliche Schichtung des rechts und links von der Urmundrinne gelegenen Schildektoblasts schwindet dieser Gegensatz, und der schuhsohlenförmige Embryo erhält nachträglich wieder ein einheitliches dunkles Aussehen im durchfallenden Lichte (Fig. 72).

Vor der Urmundrinne entsteht, wie bei den Amphibien, eine allmählich an Länge zunehmende Rückenfurche, deren hinteres flaches Ende den Blastoporus enthält (Fig. 70, 71, 72). An Stelle der Rückenfurche tritt dann die durch die Neuralwülste seitlich scharf begrenzte Neuralfurche (Fig. 76) und später das Neuralrohr (Fig. 74, 75 u. 78).

Mesoblastbildung bei den Amnioten.

Zum besseren Verständnis der Mesoblastbildung bei den Amnioten erinnern wir uns, daß der Mesoblast bei Amphioxus und bei dem Molche durch Abfaltung, bei dem Frosche durch Abspaltung von der Urdarmwand, also im ersten Falle vom Protentoblast allein, im letzteren Falle vom Protentoblast **und** Dotterentoblast gebildet wurde (siehe die Fig. 67).

In beiden Fällen aber ist der Entoblast, mag er nun einheitlich bleiben (Amphioxus, Molch) oder vorübergehend in Protentoblast und Dotterentoblast zerlegt werden (Frosch), der Mutterboden des Mesoblasts (Fig. 67 *A* u. *B*).

Auch bei den Amnioten entsteht der Mesoblast aus dem Entoblast, und zwar wie beim Frosche aus dem Protentoblast der Urdarmwand **und** aus dem Dotterentoblast.

Aus dem Gastrulaknoten und der Wand des Urdarmes oder nach dessen ventraler Eröffnung aus der Wand der Urdarmrinne sowie aus der Wand der Urmundrinne schalten sich Zellen aus und breiten sich vereinzelt oder in Zellsträngen zusammenhängend zwischen Ektoblast und Dotterentoblast aus (Fig. 68 *B*, S_2—S_5).

Unter reichlicher Vermehrung bilden die Mesoblastzellen schließlich eine mehrschichtige zusammenhängende Zellmasse (Fig. 72 *B*, S_3—S_5), die, soweit sie aus dem Protentoblast des Urdarmes hervorgegangen ist, wieder als **gastraler Mesoblast** bezeichnet werden kann. Auch die Ergänzungsplatte liefert nach vorn vom Urdarmmesoblast den **Mesoblast der Ergänzungsplatte** (Fig. 68 *B*, S_1 u. Fig. 71 *B*, S_2).

Ferner produziert, wie bei niederen Wirbeltieren, die Wand des Urmundes, mag dieser rundlich, hufeisenförmig oder linear zur Urmundrinne umgestaltet sein, den **prostomalen Mesoblast**. Er bedingt die Hinterlippe umgreifend als „metastomaler" Mesoblast mitunter eine

sichelförmige (Fig. 68) oder eine rundliche Trübung, die sich dann um das hintere Ende des Embryos weiter ausbreitet.

Bei den Säugetieren und Vögeln verwächst der von der Urmundleiste produzierte Mesoblast in der Richtung von vorn nach hinten allmählich mit dem Dotterblatt. Dann erst, also sekundär, hängen auch im Gebiete der Urmundleiste hinter dem Gastrulaknoten

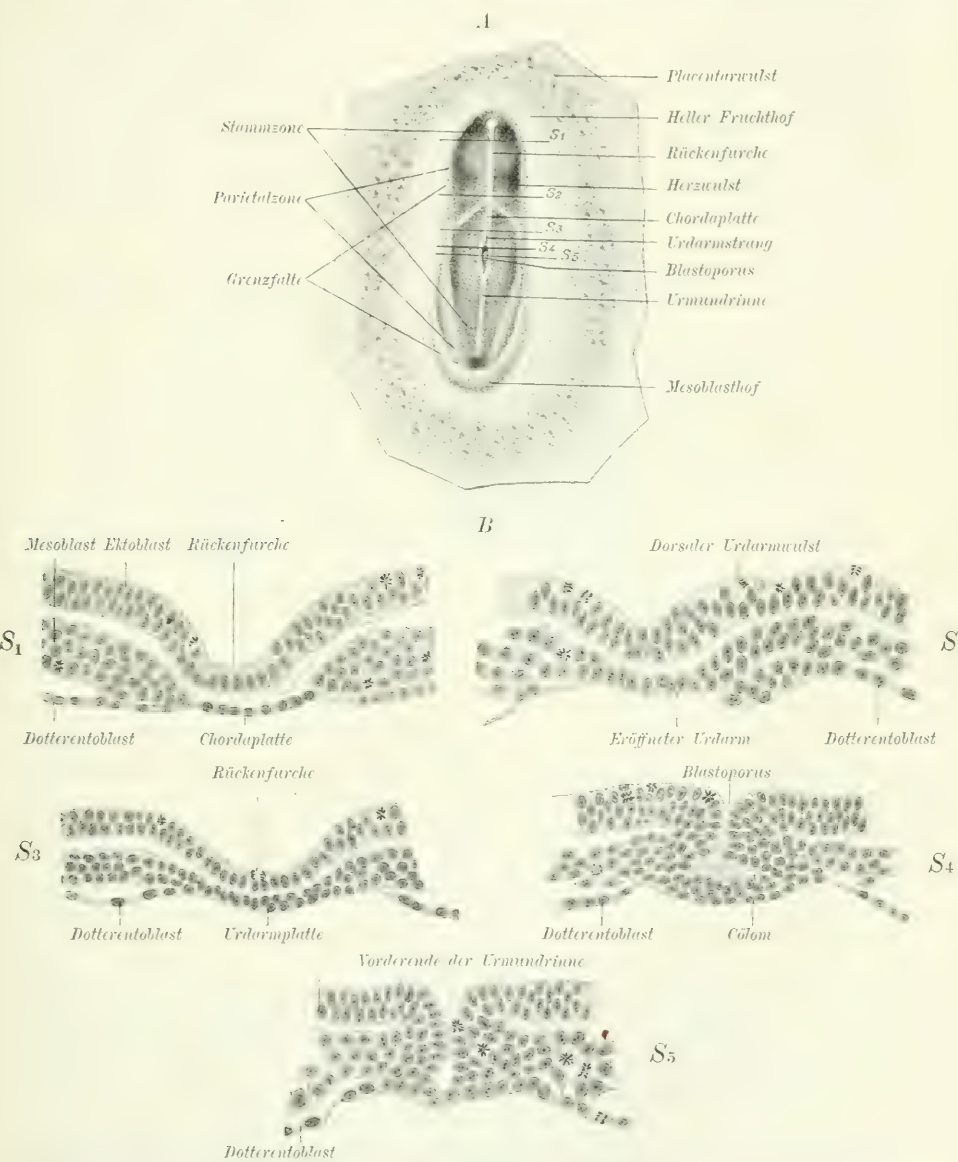


Fig. 72. *A* Schuhsohlenförmiger Keimling des Hundes mit Abgliederung des ersten Urwirbelpaares und Herzwulstes, Vergr. ca. 8 : 1, *B* Querschnitte dazu, deren Lage in der Fig. *A* eingetragen ist, Vergr. ca. 200 : 1.

alle drei Keimblätter in einem axialen Streifen, dem Achsenstrang, zusammen (Fig. 68, S_4).

Die Anordnung der einzelnen Mesoblastgebiete, ehe die verschiedenen Mesoblastquellen ihre Zellen zu einem einheitlichen Blatte vereinigen, ist aus dem nachstehenden durchscheinend gedachten Schema im Flächenbilde ersichtlich.

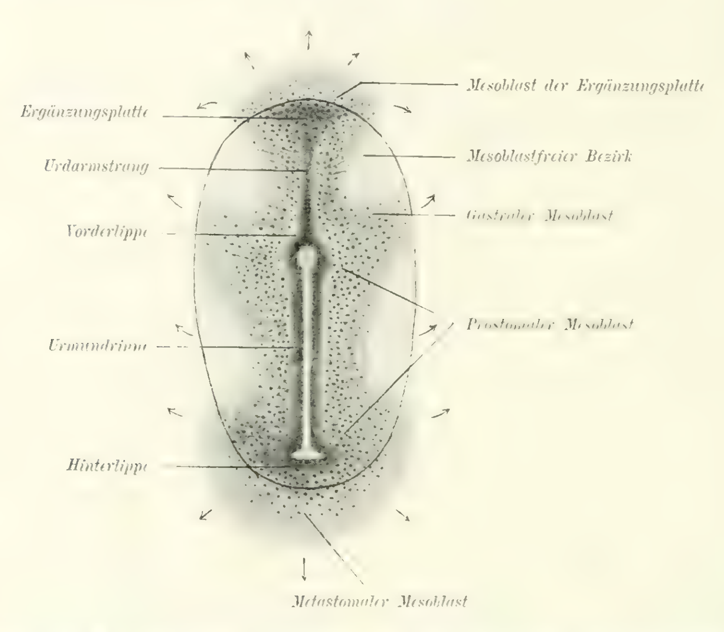


Fig. 73. Schema der Mesoblastbildung vom Hunde. An den durchsichtig gedachten Präparate ist die Ausdehnung des Mesoblasts durch Punkte und Pfeile angedeutet.

Die zu einem Blatt vereinigte Mesoblastmasse erfüllt schließlich auch den ursprünglich „mesoblastfreien Bezirk" und bedingt dann, peripher unter dem Schildrande zwischen Keimblasenektoblast und Dotterentoblast weiter wachsend, eine sich um den Schild immer weiter im hellen Fruchthof ausbreitende und schließlich unter dem Placentarwulst verschwindende Trübung, den Mesoblasthof (Fig. 71 *A* u. 72 *A*).

Eine abweichende Mesoblastbildung ist bei dem Schafe, dem Reh und der Spitzmaus beobachtet worden. Bei diesen Tieren wird, gleichzeitig mit der Anlage des Gastrulaknotens, vom Dotterentoblast unter dem Schildrande noch ein „peripherer Mesoblast" gebildet, der sich rasch um den Schild wie ein dunkler Rahmen ausbreitet (Fig. 62) und dessen Zellen sich bald mit den Zellen des prostomalen und gastralen Mesoblast unter dem Schilde zu einer einheitlichen Masse vereinigen.

Die Chordabildung bei den Amnioten

beginnt im Bereiche des Urdarmes mit der Anlage des gastralen Chordateils.

Nach der ventralen Eröffnung des Urdarmes und der Einlagerung der Urdarmrinne in den ebenfalls unter ihm eröffneten Dotterentoblast biegt sich die Urdarmrinne kopfwärts zu einer dünnen und flachen Zellplatte, der Urdarmplatte (Fig. 72 *B*, S_2 u. S_3), auf. Ihre Ränder werden zur Bildung von gastralem Mesoblast verbraucht. Der übrig gebliebene Rest des Urdarmdaches verbindet sich, nachdem die gastrale Mesoblastbildung beendet ist, als eine nur aus wenig flachen Zellen bestehende Platte so innig mit dem Dotterblatt, daß sie als Teil desselben

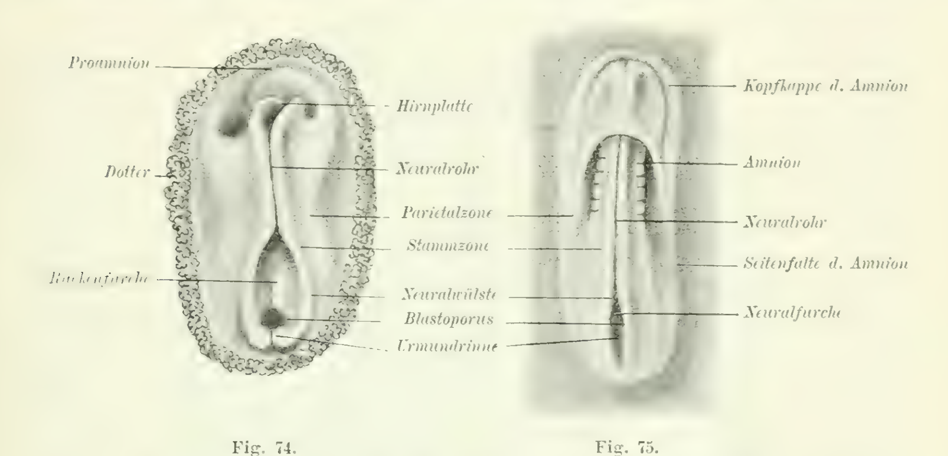


Fig. 74. Fig. 75.

Fig. 74. Embryo eines Krokodiles mit Neuralfurche, noch ohne Urwirbel, nach Voeltzkow.
Fig. 75. Embryo der Eidechse mit Neuralrohr und 7 Urwirbelpaaren von 2,1 mm Länge. Vergr. ca. 20 : 1.

erscheint. Nur durch die sorgfältige Verfolgung ihrer Einlagerung in das Dotterblatt kann sie als der Rest des Urdarmdaches erkannt werden, der die Chorda liefert (Fig. 71 *B*, S_3 u. 72 *B*, S_1). Diese axiale Platte heißt Chordaplatte.

Sie faltet sich in der Folge in Form einer sehr schmalen dorsalen Rinne (Chordarinne) wieder aus dem Dotterblatt unter Verwachsung ihrer Ränder ab und kann dann eine enge Lichtung enthalten (Chordakanal), die schließlich schwindet. Nun erst ist die stabförmige Chorda dorsalis fertig, unter welcher sich der Dotterentoblast durch Verwachsung seiner Ränder schließt (Fig. 202) und nun das Entoderm des Dauerdarmes bildet (Fig. 87 u. 203).

Die gastrale Chorda wird nach vorn durch das kurze rinnenförmige, sich aus der Ergänzungsplatte abfaltende Vorderstück und nach

hinten durch das axial aus dem indifferenten Zellmaterial der Vorderlippe des Blastoporus oder der Urmundrinne sich differenzierende Hinterstück ergänzt.

Dieses Hinterstück ist aber bei Säugetieren stets solid oder zeigt höchstens Spuren einer Kanalisierung. Es wird nicht ventral eröffnet, sondern liegt als solider drehrunder Strang stets auf dem unter ihm geschlossenen Dotterblatt.

Bei Reptilien und Vögeln weichen die Verhältnisse durch die Wanderung des Blastoporus nach hinten von der gegebenen Schilderung ab.

Auch bei den Amnioten verdickt sich nämlich wie bei den Anamniern die Vorderlippe des Urmundes, während die Urmundrinne sich verkürzt und mit der Hinterlippe allmählich schwindet, zum Endwulst oder zur Schwanzknospe. Deren Zellmaterial sondert

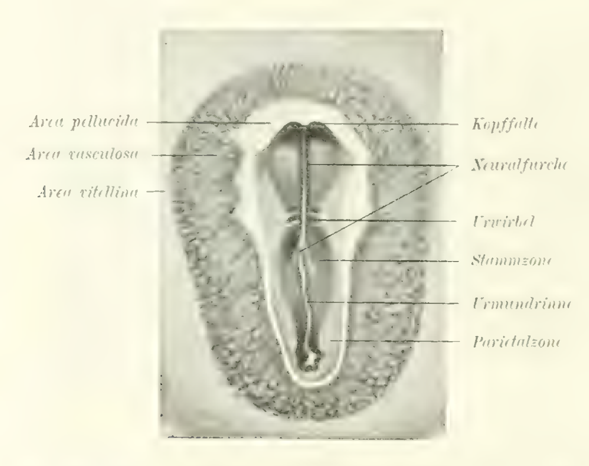


Fig. 76. Embryo der Ente mit Fruchthöfen und 2 Urwirbelpaaren mit Neural- und Urmundrinne. Vergr. ca. 10 : 1.

sich in die Zellen der Neuralplatte, der Chorda sowie des Schwanzmesoblasts und trägt durch Ergänzung dieser Organe nach hinten wesentlich zum Längenwachstum des Körpers bei.

Unter beträchtlicher Verdünnung schließt sich auch das aus dem Achsenstrang und dem Endwulst hervorgegangene Stück der Chorda dem Längenwachstum des Embryos an. Nun durchzieht die Chorda denselben vom Kopf bis zur Schwanzspitze.

Im Gegensatz zu den Ichthyoden ist der Mesoblast der Amnioten von vornherein kein epitheliales solides Zellblatt. Er besteht vielmehr ursprünglich aus vereinzelten oder netzförmigen Strängen polymorpher Zellen (Fig. 68 *B*). Erst später schichten sich diese Zellen zu einer etwas kompakteren Masse (Fig. 71 *B* u. 72 *B*), in welcher nachträglich durch Spaltung das Cölom auftritt. Nur in dem kleinen Gebiete der

Ergänzungsplatte bemerkt man noch mitunter Andeutungen an die ursprüngliche Abfaltung des Mesoblasts, wie bei Triton. Im übrigen entsteht der Mesoblast durch Z e l l a u s s c h a l t u n g aus der Urdarm- oder Urmundwand, zum Teil auch aus dem Zellverbande der Ergänzungsplatte. Die Mesoblastbildung der Amnioten, speziell der Säugetiere und Vögel, läßt sich also nicht ohne weiteres, wie vielfach geschieht, mit der Mesoblastbildung durch Abfaltung aus dem Urdarm bei vielen niederen Wirbeltieren vergleichen.

Nachdem die verschiedenen Mesoblastquellen eine einheitliche Schicht gebildet haben, sondert sich die Mesoblastmasse wieder in

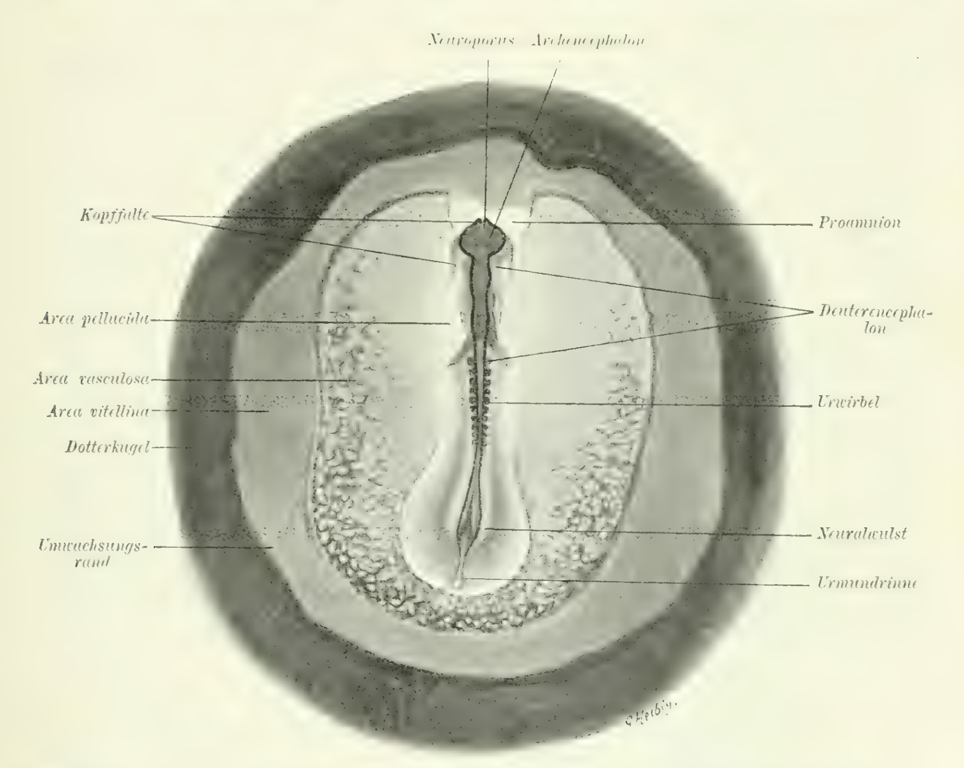


Fig. 77. Embryo des Huhnes mit Fruchthöfen, Neuralrohr, Neural- und Urmundrinne sowie 10 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 10 : 1.

einen dickeren dorsalen und dünneren ventralen Mesoblast (siehe Cölombildung).

Eine weitere Sonderung kommt auch bei Flächenbetrachtung der Embryonalanlagen zum deutlichen Ausdruck in Gestalt der dunkleren S t a m m - und der helleren P a r i e t a l z o n e (Fig. 72 *A*). Jene liefert die Grundlage des Scheitels, Nackens und Rückens, diese die Wände des späteren Gesichtes, der Brust, des Bauches und Beckens.

Die Vorgänge bei der

4. Gastrulation und Bildung der Keimblätter des Menschen

sind zurzeit nur teilweise bekannt.

Das ist leicht verständlich, da junges, normales und noch brauchbares Material nur in den allerseltensten Fällen zur Untersuchung kommt.

Wir kennen weder Befruchtungs- noch Furchungsstadien und ebensowenig die erste Anlage des Schildes auf der Keimblase. Wir wissen nur, daß sich beim Menschen sehr früh auf der kleinen, nur ein paar Millimeter großen Keimblase ein recht kleiner Embryonalschild mit Urmundrinne und Urdarmstrang bildet, ferner, daß sich bei Embryonen von 2 mm Länge ein sehr deutlicher Blastoporus findet, hinter welchem noch ein Rest der Urmundrinne und des Achsenstranges besteht (Fig. 79 *B*).

Ganz außerordentlich früh, noch im Schildstadium, ist schon auffallend viel Mesoblast und ein sehr deutliches Exocöl vorhanden (Fig. 166).

Der Urdarmstrang kanalisiert sich und schaltet sich unter ventraler Eröffnung in den Dotterentoblast ein, um so vorübergehend das Dach des primitiven Darmes, wie bei den übrigen Amnioten, zu bilden. Man kann auch bei dem Menschen einen gastralen und prostomalen Teil des Mesoblasts unterscheiden. Die Chorda faltet sich in der bekannten Weise aus der Urdarmplatte ab; eine Ergänzungsplatte ist bei dem Menschen noch nicht beschrieben.

Auch der Mesoblast folgt durch Gliederung in dorsalen und ventralen Mesoblast und durch Sonderung des dorsalen Mesoblasts in Urwirbel den schon beschriebenen Entwicklungsgesetzen. Die Cölomspalte trennt den Mesoblast in parietalen und visceralen Mesoblast.

Im übrigen verläuft die Entwicklung des menschlichen Körpers prinzipiell in derselben Weise wie die der placentalen Säugetiere.

III. Entwicklung der wichtigsten Primitivorgane und der Leibesform der Amnioten.

1. Abgrenzung des Embryos und Fruchthöfe.

Der ovale Embryonalschild der Amnioten wird zuerst birn-, dann aber unter weiterer Streckung schuhsohlenförmig. Er wächst gleichzeitig zu einer Länge von 3—5 mm heran und sondert sich durch die an seinem Rande einspringende Grenz- oder Nabelfalte immer mehr von der Keimblase. Die Grenzfalte tritt entweder zuerst als

Kopffalte vor dem Kopfende mit ihren nach hinten sich verlängernden Schenkeln, den Seitenfalten, auf, und diese fließen dann zur Schwanzfalte zusammen (Keimblasen mit viel Dotter, Sauropsiden (z. B. Fig. 65, 74 u. 75), oder mit großem Blastocöl, wie die des Pferdes, der Fleischfresser (Fig. 71, 72) und des Kaninchens. Die Abgrenzung kann aber auch auffallend früh und von vornherein durch eine ovale oder ringförmige, den ganzen Embryo gleichzeitig umfassende Nabelfalte geschehen (bei Tieren mit kleinem Dottersack, z. B. an den spindelförmigen Keimblasen der Wiederkäuer Fig. 62 und des Schweines sowie bei dem Menschen).

Die Säugetierschilde sind nun von einem aus dem einschichtigen Ektoblast und dem Dotterblatt gebildeten hellen Fruchthofe, der Area pellucida, umgeben. In diesen wächst allmählich der Mesoblast ein und bedingt namentlich um das Hinterende des Schildes herum eine peripher immer weiterschreitende Trübung, den Mesoblasthof (Fig. 72 *A*). Der helle Fruchthof der Säugetiere ist nicht wie derjenige der Sauropsiden eine primäre Bildung, sondern wird erst allmählich deutlich.

Um den hellen Fruchthof der Säugetiere entsteht ferner eine an Breite zunehmende dunkle fleckige Zone (Fig. 71 *A* u. 72 *A*). Sie wird durch wulstartige Verdickungen der Außenfläche des Ektoblasts bedingt, welche die Placentaranlage vorbereiten und deshalb in ihrer Gesamtheit als Ektoblast- oder Placentarwulst bezeichnet werden. Diese Trübung ist aber von dem dunkeln Fruchthofe der Sauropsiden (Fig. 63 u. 65) wohl zu unterscheiden, dessen Erscheinen durch den Keimring unter dem Blastoderm hervorgerufen wird. In dem dunkeln Fruchthofe entstehen später die ersten Blutgefäßanlagen. Er wird dadurch zum Gefäßhof oder zur Area vasculosa (Fig. 76 u. 77), der peripher von dem Dotterhofe oder der Area vitellina umrahmt ist. Der Dotterhof besteht aus den die Dotterkugel umwachsenden Keimblättern und enthält weder Cölom noch Gefäße.

2. Das Neuralrohr und die primitive Hirngliederung.

Während der Embryo schuhsohlenförmig wird, wächst sein von der Urmundrinne durchzogener Teil bei Säugetieren und Vögeln bis zu einer maximalen Länge von 2.5—3 mm heran, und ebenso verlängert sich das vor der Vorderlippe der Urmundrinne gelegene, von der Rückenfurche durchzogene Gebiet (Fig. 65 *C* u. Fig. 72 *A*). Die Ektoblastzellen werden nun im Gebiete der Neuralplatte hochprismatisch; gleichzeitig verwischt sich die Rückenfurche.

Die Neuralplatte verbreitert sich nach vorn zur Hirnplatte. Ihr vorderster Rand überwächst bei den Säugern unter schnabelartiger Verlängerung das craniale Ende der Stammzone (Fig. 78 *A* u. *B*).

Ebenso verlängert sich die Neuralplatte beziehungsweise die Neuralfurche kaudalwärts, während die Urmundrinne zuerst relativ, dann aber auch absolut an Länge abnimmt. Gleichzeitig bildet ihre Vorderlippe mit dem Achsenstrang schließlich einen im Kaudalende der

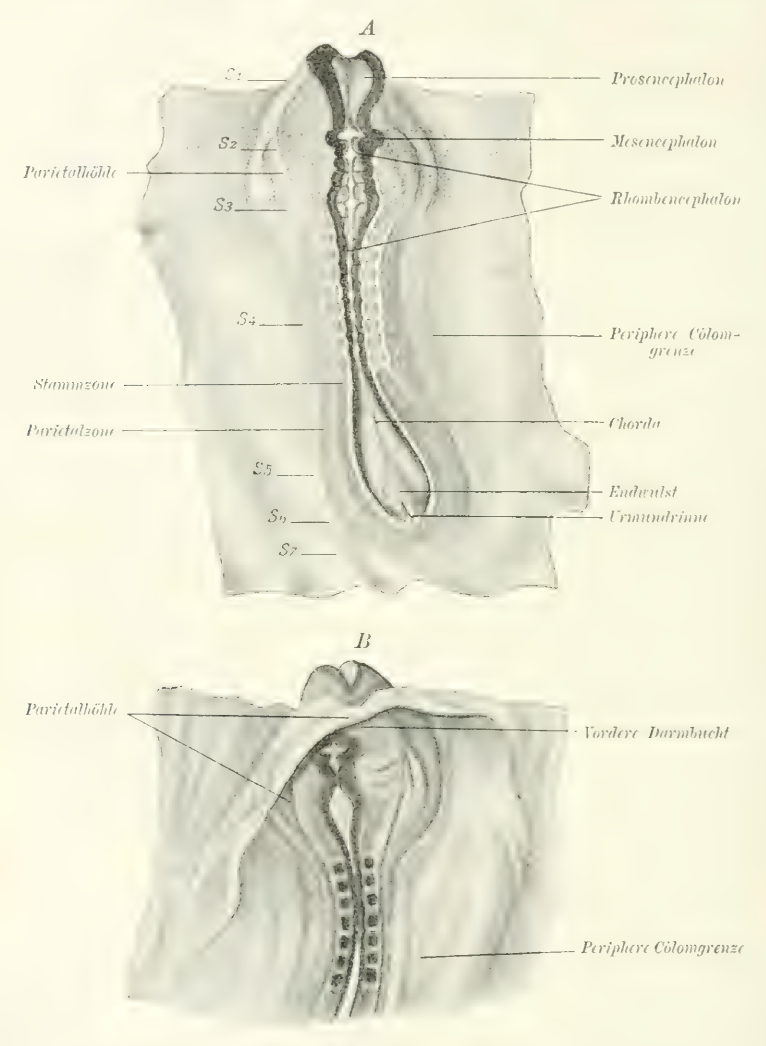


Fig. 78 *A* u. *B*. Hundeembryo mit noch offener Neuralfurche, aber schon beginnender Hirngliederung, sowie mit sekundärer Neuromerie; 8 Urwirbelpaare. Vergr. ca. 15 : 1.

Stammzone gelegenen Wulst. Er wird als Endwulst oder Kaudalknoten für die Anlage und Ausbildung des Schwanzes verwendet (Fig. 78 *A*). Aber er enthält nicht nur das mesoblastische Material für die Schwanzbildung, sondern auch das Material zur Verlängerung der Chorda und der Neuralplatte in dem Schwanzende. Auf der hinteren abfallenden Fläche

des Endwulstes bemerkt man noch einige Zeit die Reste der Urmundrinne (Fig. 78 *A* u. 79 *B*), deren weitere Schicksale bei der Bildung des Afters beschrieben werden. Der Endwulst wird seitlich und schließlich auch nach hinten von den Medullarwülsten umfaßt (Fig. 78 *A*).

Das hintere Ende der Neuralrinne zeigt somit noch einige Zeit ursprünglichere Verhältnisse. Ihr vorderes Ende dagegen wird sehr rasch in die Anlage des Gehirnes umgebildet. Während dies geschieht, hat der Rand der Stammzone unter Vertiefung der Kopffalte die Parietalzone

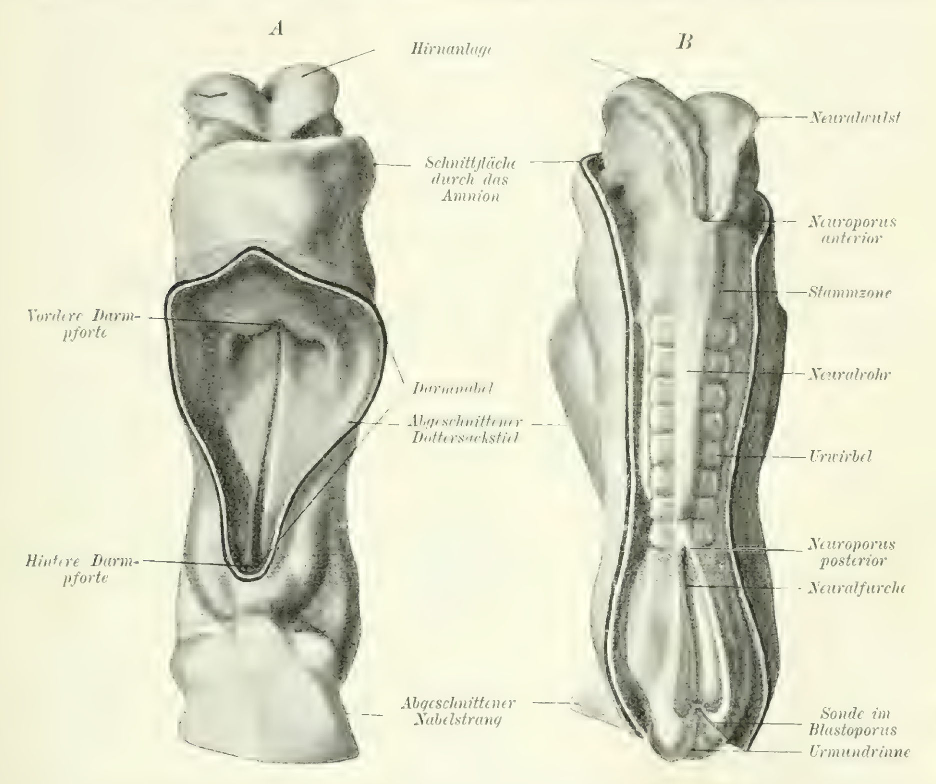


Fig. 79. Menschlicher Embryo von 2,1 mm Länge, von Eternod, nach dem Modell von F. Ziegler. Teilweise verschlossenes Neuralrohr, Urmundrinne, Blastoporus, beginnende Hirngliederung; 8 Urwirbelpaare. Vergr. ca. 40 : 1. *A* von der Bauch-, *B* von der Rückenseite her gesehen.

nach vorn überwachsen und überragt diese schon um ein beträchtliches Stück (Fig. 77 u. 79). Die ganze rinnenförmige Anlage des Zentralnervensystems wird dann durch dorsale Verwachsung der Neuralwülste in einer sagittalen Verschlußnaht in das Neuralrohr umgewandelt (Fig. 74, 79 *B*).

Die Verwachsung der Neuralwülste beginnt im allgemeinen im Bereiche der späteren Mittelhirnanlage und greift von hier schweif- und kopfwärts weiter. Dadurch wird der vordere noch ungeschlossene Eingang in das Neuralrohr, der vordere Neuroporus immer weiter nach

vorn, der hintere Neuroporus immer weiter nach hinten, bis zum Schluß der letzten schlitzförmigen Reste verlagert.

Der schließlich am vordersten Ende des Neuralrohres gelegene trichterförmige vordere Neuroporus hängt noch einige Zeit mit dem Epidermisblatt zusammen, und man findet auch nach seinem Schluß eine kleine Ausstülpung der Hirnwand an dieser Stelle, den Processus neuroporicus (Fig. 80). Die ganze Verschlußnaht liegt bei Säugetieren dorsal. Ventral vom vorderen Neuroporus besteht, wenigstens bei Säugetieren, keine Spur von Naht. Der Neuroporus bezeichnet das vorderste Ende der Hirnanlage.

Nach Schluß des Neuralrohres kann man an demselben vom Amphioxus herauf bis zum Menschen einen vorderen blasenförmigen Teil, das Hirnbläschen oder die Hirnanlage, von der längeren

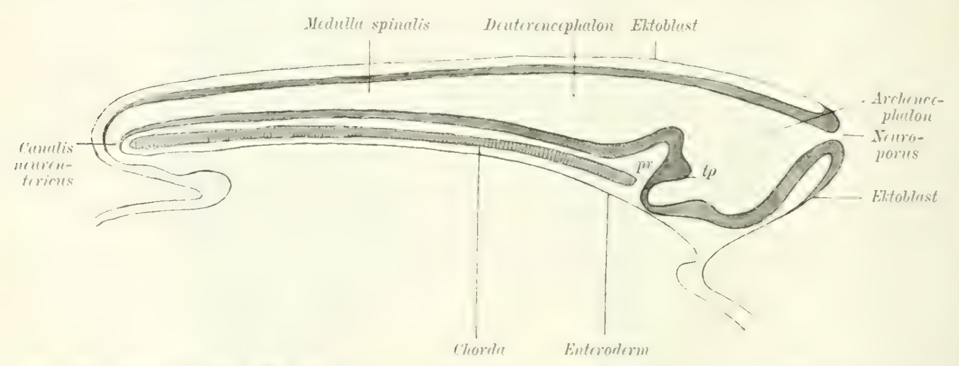


Fig. 80. Schematischer Medianschnitt zur Gliederung des Neuralrohrs eines Cranioten, nach v. Kupffer. *tp* = Tuberculum posterius, *pv* = Ventrale Hirnfalte.

röhrenförmigen hinteren Anlage des Rückenmarkes oder von dem Medullarrohr unterscheiden. Das Hirnbläschen hängt durch die Wand des vorderen Neuroporus wechselnd lange Zeit mit dem Epidermisblatt zusammen und löst sich bei dem Schlusse des Neuroporus endlich von diesem ab.

Mit der Lösung der Umschlagsfalte, welche die Neuralwülste noch während ihrer Verwachsung mit dem Epidermisblatte verbindet, rückt das Neuralrohr unter das Epidermisblatt, welches sich über ihm schließt. Später wird es vom Mesoblast umwachsen und liegt dann in der Achse des embryonalen Rückens (Fig. 99 u. 101).

Das Hirnbläschen liegt nicht in einer axialen Verlängerung des Neuralrohrs, sondern buchtet sich mit seinem Boden konvex vor dem vorderen Chordaende aus. Unterhalb dieser Knickungsstelle, der Plica encephali ventralis (Fig. 80 *pv*), bildet die Wand der Hirnblase einen kleinen Wulst, das Tuberculum posterius (Fig. 80 *tp*). Der vor der Plica encephali ventralis gelegene vom Amphioxus bis herauf zum Menschen wiederkehrende, mehr blasenförmige Teil ist als

Archencephalon oder Urhirn von dem längeren hinteren röhrenförmigen Deuterencephalon zu unterscheiden. Dieses liegt bei den Craniotene pichordal, jenes prächordal (Fig. 80 u. 81). Nach hinten geht das Deuterencephalon ohne scharfe Grenze in das Medullarrohr über (Fig. 80 u. 81).

Durch Ausbildung der Sinnesorgane, der Kiemen- und Gesichtsmuskulatur, und der Associationsbahnen erfährt die Hirnanlage der Cra-

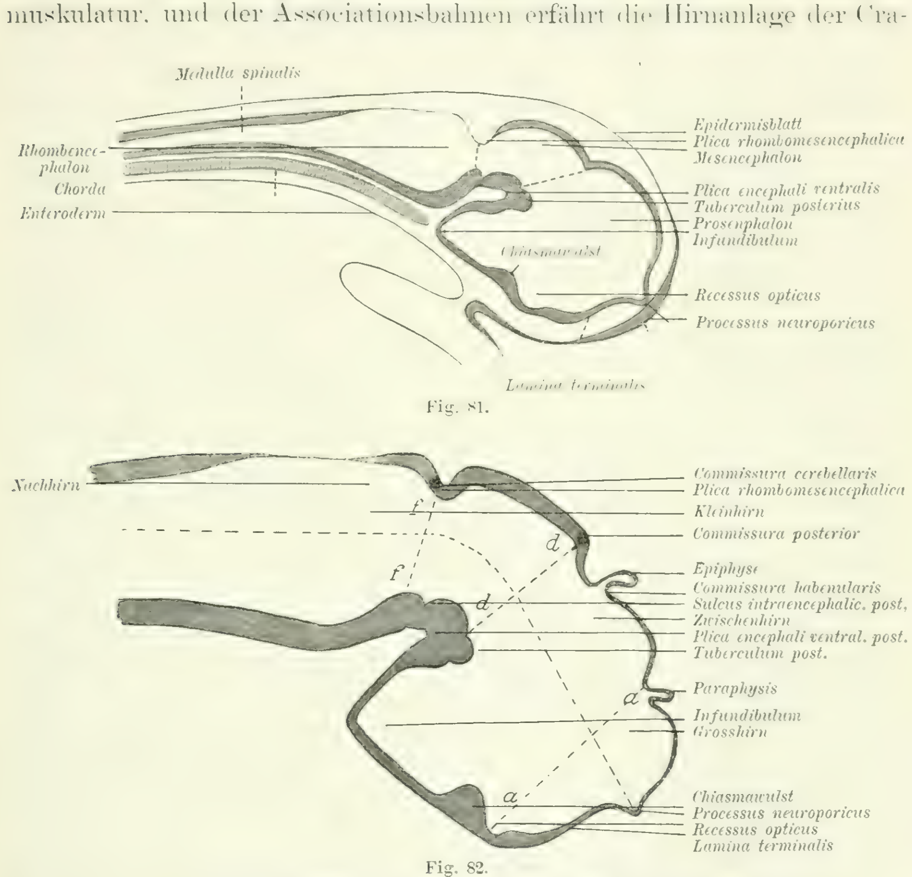


Fig. 81.

Fig. 82.

Fig. 81 u. 82. Zwei schematische Medianschnitte zur weiteren Gliederung des Neuralrohres, nach v. Kupffer.

nioten, im Gegensatze zu Amphioxus, nach Größe, Gliederung und innerer Organisation bis herauf zum Menschen eine fortschreitende Entwicklung. Die zweiteilige Hirnanlage wird dreiteilig. Das zwischen den beiden Teilen dorsal von der ventralen Hirnfalte gelegene Grenzgebiet beider Teile wächst nämlich zu einem Rohre aus, während gleichzeitig der Scheitel der unteren Hirnfalte den Boden dieses Teiles bildet, indem er sich durch eine vordere und hintere Einsenkung begrenzt (Fig. 80).

Nach dieser Gliederung der Hirnanlage in drei hintereinander gelegene Bläschen heißt das Archencephalon *Prosencephalon* oder *Vorderhirn*. Der mittlere, neu entstandene Teil wird als *Mesencephalon* oder *Mittelhirn* und der hinter ihm gelegene als *Rhombencephalon* oder *Rautenhirn* bezeichnet (Fig. 78 *A*). Aus dem Prosencephalon stülpen sich in Gestalt zweier gestielter Hohlknospen die beiden *primären Augenblasen* als *Ophthalmencephalon* und als die erste äußerlich sichtbare Anlage des Sehorganes aus (Fig. 106).

Die dorsale Grenze zwischen Prosencephalon und Mesencephalon bezeichnet eine Einfaltung der Hirnwand, in deren Bereich später die *hintere Hirnkommissur*, *Commissura posterior*, entsteht. Die ventrale Grenzmarke bildet das Tuberculum posterius (Fig. 81).

Eine ringförmige Falte, die *Plica rhombomesencephalica*, bildet als ringförmige Einschnürung die hintere Grenze des Mittelhirnes gegen das Rautenhirn. Dorsal entsteht in dieser Plica ein querer Faserzug, die *Commissura cerebellaris*. Ventral wird dicht vor der Plica rhombomesencephalica eine zirkuläre Furche an der Innenfläche als *Sulcus intraencephalicus* bemerkbar.

Das vordere Achsenende des Gehirnes, und gleichzeitig die Grenze zwischen Dach und Vorderwand des Vorderhirnes, bildet (wenn vorhanden) der Processus neuroporicus und der in ihm gelegene gleichnamige Recessus (Fig. 82). Die unter diesem gelegene Vorderwand des Prosencephalon ist die *vordere Schlußplatte* oder *Lamina terminalis* (Fig. 82 u. 192).

Am Boden des Prosencephalon findet sich stets eine kleine Ausbuchtung, der *Recessus opticus*, mit welcher die röhrenförmigen Stiele der primären Augenblasen zusammenhängen.

Der hinter dem Recessus opticus gelegene Chiasmawulst bildet später die Sehnervenkreuzung und die ventralen Hirnkommissuren. Hinter dem Chiasmawulst liegt eine Ausbuchtung, das *Infundibulum* oder der *Trichter*. An dem dicht vor dem Recessus opticus entstehenden Wulst bildet sich die *Commissura anterior*.

Die in den drei Hirnabteilungen gelegenen Höhlen sind die *primären Hirnventrikel*. Sie kommunizieren miteinander und nach hinten mit der röhrenförmigen Lichtung der Rückenmarksanlage, mit dem *primären Zentralkanal*.

Die drei primären Hirnbläschen (Prosencephalon, Mesencephalon und Rhombencephalon) bilden durch weitere Gliederung die Grundlage für die Einteilung des Wirbeltiergehirnes.

Das Prosencephalon sondert sich in zwei hintereinander gelegene Abschnitte: das *Endhirn* oder *Telencephalon*, dessen Dach zwei dorsale Ausbuchtungen, die beiden *Großhirnhemisphären*, bildet, und in das *Zwischenhirn* oder *Diencephalon* (Fig. 82 u. 85 *A*).

Am Dache des Diencephalon bildet sich die Commissura habenularis (Fig. 82).

Das Rhombencephalon gliedert sich in das Kleinhirn, Cerebellum oder Metencephalon, und in das verlängerte Mark oder Myelencephalon (Fig. 85 *A* u. 106).

Vor und hinter dem Diencephalon entstehen zwei dorsale, sich zu gestielten Bläschen entwickelnde Ausstülpungen, nämlich die hintere stets vorhandene Epiphyse oder Glandula pinealis und die vordere weniger konstante Paraphyse (Fig. 82).

Die dorsal leicht voneinander abgrenzbaren fünf Hirnabteilungen sind am Hirnboden, namentlich in bezug auf das Telencephalon und Diencephalon, sowie auf das Metencephalon und Myelencephalon weniger scharf voneinander abgrenzbar. Nur die Begrenzung des Mittelhirnbodens ist durch den Sulcus intraencephalicus nach hinten und durch das noch zum Vorderhirn gehörige Tuberculum posterius deutlich (Fig. 82).

Die Abgrenzung des Telencephalon vom Diencephalon geschieht durch den Sulcus intraencephalicus anterior. Er verläuft in der Richtung der Linie *a—a*, Fig. 82.

Das Neuralrohr besteht zur Zeit der Ablösung vom Epidermisblatt durchweg aus einer Epithelwand. Ihr dünner oberer und ebenfalls dünner unterer Teil heißt Dach- und Bodenplatte, die dickeren paarigen Seitenteile nennt man die Seitenplatten (Fig. 93). Dach- und Bodenplatte bestehen anfänglich aus einer einfachen Lage kubischer Zellen, die Seitenwände aus einfachem oder geschichtetem schlankem Prismenepithel. Eine sehr feine Limitans externa, ein Teil der Limitans prima, umscheidet die Oberfläche des Rohres.

Die Epithelien der Seitenwände spielen bei dem weiteren Wachstum und den weiteren Sonderungen die Hauptrolle. Die zahlreichen Mitosen in der Wand der Medullar- und Hirnanlage finden sich stets zentral, nahe der Lichtung (Fig. 83). Die lebhafte Zellvermehrung führt nicht nur zum Längen- und Dickenwachstum der Rückenmarks- und Hirnanlage, sondern auch zu einer Ausschaltung von Zellen aus dem ursprünglichen epithelialen Verbande. Die ausgeschalteten Zellen bilden an den Seitenwänden peripher von der Epithelschicht die Mantelschicht, sie enthalten kugelige Kerne und werden rundlich.

Die Mantelschicht wird, teils durch fortlaufende Zellausschaltung aus der Epithellage, teils durch Zellvermehrung zur „grauen Substanz". Peripher von dieser erscheint an Hirn- und Rückenmark als dritte Schicht die äußere Faserlage, und zwar zuerst als kernloser Belag an der ventrolateralen Seite der grauen Substanz. Die zentrale Epithelschicht wird zum Ependym (Fig. 188).

Als primäre Neuromerie bezeichnet man eine an der offenen Neuralplatte durch in gleichmäßigen Abständen sich folgende Quer-

furchen bedingte Segmentierung, die auch das Archencephalon betrifft (Fig. 78 *A*). Ob die, meist erst nach dem Schlusse des Medullarrohres, namentlich am Hirn deutliche sekundäre Neuromerie (Fig. 191) mit der primären homolog ist, ist unsicher. Man kann die Neuromeren des Rückenmarkes als Myelomeren denen des Hirnes oder den Encephalomeren gegenüberstellen.

Das erste der sechs an dem Rautenhirn deutlichen Encephalomeren wird Cerebellum, mit dem zweiten steht das Ganglion semilunare des Trigeminus in primärer Verbindung, mit dem vierten der Wurzelkomplex des Akusticofacialis, mit dem fünften der Glossopharyngeus. Dem dritten Encephalomer entspricht kein Nerv.

Von den fünf vor der Plica rhombomesencephalica gelegenen Neuromeren entfallen drei auf das Vorderhirn, zwei auf das Mittelhirn.

Später verschwindet die sekundäre Neuromerie des Gehirnes wieder.

3. Die Spinalganglienleiste.

Das im Verschluß begriffene Neuralrohr hängt durch verdickte Umschlagsfalten vorübergehend mit dem einschichtigen Epidermisblatt zusammen (Fig. 83 *A* u. *B*).

Beide Falten werden beim Schlusse des Neuralrohres zwischen dessen Rändern wie ein dorsales Verschlußstück aufgenommen (Fig. 83 *B*).

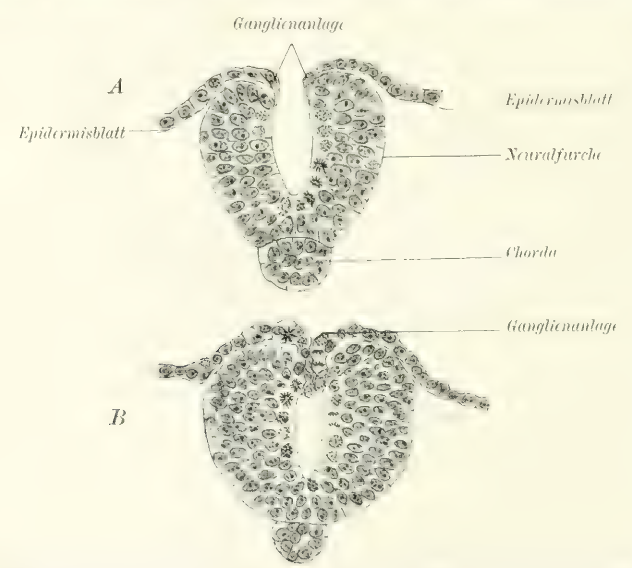


Fig. 83 *A* u. *B*. Zwei Querschnitte durch das in Verschluß begriffene Neuralrohr eines Schafembryos mit 8 Urwirbelpaaren. *A* aus dem noch nicht segmentierten Gebiete, *B* aus dem Gebiete des fünften Urwirbelpaares.

Die so entstandene, zwischen den Lippen des Medullarrohres gelegene, sich rasch vermehrende Zellanhäufung bildet dann nach rechts

und links je eine leistenartige Kante, die Ganglienleiste. Die keilartig zwischen die Ränder der sich schließenden Neuralfurche eingeklemmte Zellmasse wird dann wieder aus dieser nach außen verdrängt (Fig. 87), ihre Zellen verschieben sich und liegen nun zu beiden Seiten (Fig. 93) des Neuralrohres.

Dieser anfänglich ungegliederte Strang bildet nach meinen Erfahrungen beim Schafe vom Nacken ab in craniokaudaler Richtung metamere der Zahl der Urwirbel entsprechende Verdickungen, die Anlagen der Spinalganglien. Sie bleiben mit dem Neuralrohr in Verbindung, während die zwischen den Ganglien einer Seite gelegenen Zwischenstrecken schwinden. So entsteht jederseits eine Reihe metamerer, bald zu auffallender Größe heranwachsender Spinalganglienanlagen, die Ganglienreihe (Fig. 99 u. 101). Sie reicht anfänglich nur bis zur Gegend des Hinterhirnes. Später aber entwickeln sich auch jederseits im Bereiche des Kopfes vier große Ganglien, das Trigeminusganglion, das Akusticofacialisganglion sowie das Glossopharyngeus- und Vagusganglion. Die Ganglienzellen entsenden die sensiblen Nervenfasern in Form der dorsalen Wurzeln zum Rückenmark und peripher in den Spinalnerven zur Haut usw. (Weiteres siehe unter: Entwicklung des peripheren Nervensystems.)

4. Die Ursegmente und Urwirbel.

Die Mesoblastsegmentierung ist bei den Amnioten weniger scharf als bei Amphioxus und bei den Amphibien, da nur die Stammzone, weniger deutlich aber die Parietalzone in metamere Ursegmente zerlegt wird. Die Ursegmente bestehen aus den aus dorsalem Mesoblast gebildeten scharfbegrenzten Somiten oder Urwirbeln und den wenig scharf voneinander gesonderten, aus dem ventralen Mesoblast bestehenden Seitenplatten. Beide hängen durch die Urogenitalplatte vorübergehend zusammen (Fig. 86 u. 91). Bald aber löst sich diese von den Urwirbeln und von den Seitenplatten und wird zur Anlage des Urogenitalapparates verwendet. Der parietale Mesoblast der Seitenplatten biegt dann neben dem lateralen Ende der Urogenitalplatte in den visceralen Mesoblast der Seitenplatte um. Diese Umschlagsfalte ist die Gekrösplatte oder Mesenterialplatte, die Grundlage des späteren Mesenteriums.

Die ursprünglich soliden Urwirbel sind nicht etwa direkte Vorläufer der Knochenwirbel, sondern zunächst Primitivorgane zur Bildung von Muskulatur und Mesenchym. Sie enthalten bald eine Höhle, das Urwirbelcölom oder das Myocöl, welches durch eine in der Urogenitalplatte zeitweise vorhandene Cölomspalte mit dem zwischen parietalen und visceralen Mesoblast gelegenen Splanchnocöl und durch dieses mit dem außerhalb des Embryos im Bereiche der Keim-

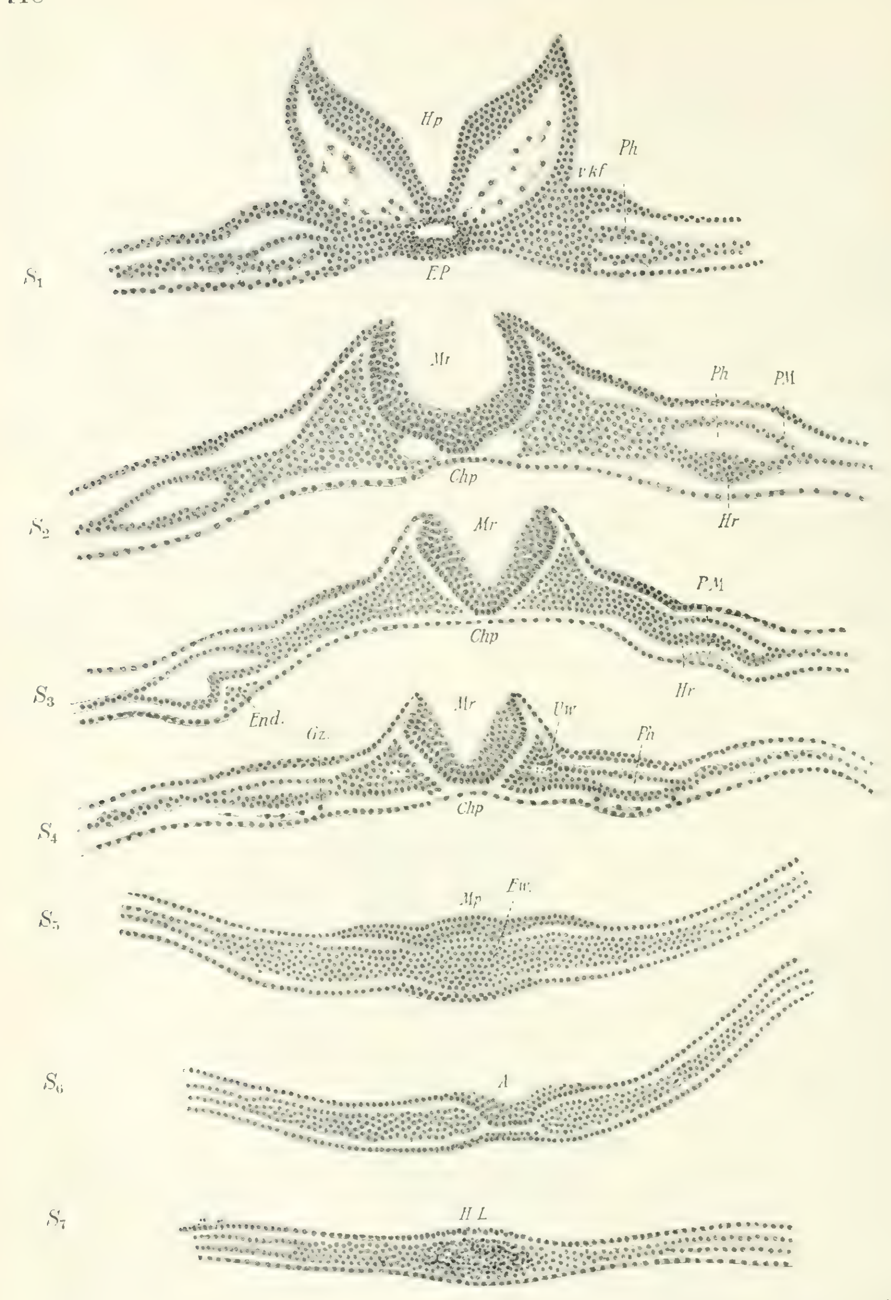


Fig. 84. 1—7 Querschnitte durch den Hundeembryo, Fig. 78. Die Nummern neben den Leitstrichen, Fig. 78, geben die Lage der Schnitte im Embryo.

Ep = Ergänzungsplatte; *vkf* = vordere Keim- oder Begrenzungsfalte; *Ph* = Parietalhöhle; *Mr* = Medullarrinne; *Mp* = Medullarplatte; *Hp* = Hirnplatte; *A* = Aftermembran; *HL* = ventrale oder Hinterlippe der Urmundrinne; *Chp* = Chordaplatte; *Hr* = Herzplatte; *PM* = Dach der Parietalhöhle; *Gz.* = Gefäßzellen; *End.* = Agiothel des Herzens; *Uw* = Urwirbel; *Ew.* = Endwulst oder Kaudalknoten. Vergr. ca. 240 : 1.

oder Fruchtblase gelegenen Exocöl kommunizieren kann. Nach meinen Erfahrungen bei Säugetieren ist eine derartige Kommunikation meist nur im Bereiche der vier ersten Ursegmente deutlich.

Man bezeichnet das Myocöl, die Cölomspalte in der Urogenitalplatte und das Splanchnocöl, da diese drei Cölomteile in dem Embryo gelegen sind, zusammen auch als Endocöl im Gegensatz zu dem außerhalb des Embryos im Mesoblast des Blastoderms oder im Mesoblast der Keimblase gelegenen Cölomgebiet oder dem Exocöl. Von diesem wird später bei den Embryonalanhängen noch die Rede sein.

Die Segmentierung beginnt bei den Amnioten noch während der Ausbildung der Neuralfurche, während die Chorda auf Kosten des Materiales der Ergänzungsplatte nach vorn und von der Vorderlippe der Urmundrinne her nach hinten in die Länge wächst (Fig. 74—79). Der Kopfmesoblast vor dem ersten Urwirbelpaar besteht bei Beginn der Segmentierung aus spärlichen lockeren, polymorphen Zellen (Fig. 84 S_1), die erst später durch Massenzunahme ein dichteres Gewebe formieren (Fig. 89 u. 90). Im Rumpfgebiete wird der Mesoblast in kaudaler Richtung dichter. Zahlreiche Mitosen in den Urmundlippen und später im Endwulst beweisen die energische Vermehrung seiner Zellen.

Die Abgliederung der Urwirbel leitet sich durch symmetrische transversale Abgrenzung eines etwa würfelförmigen Mesoblaststückes ein, dessen Zellen sich radiär ordnen (Fig. 84 S_4 *Uw*).

Das erste Urwirbelpaar entsteht stets vor der Vorderlippe der Urmundrinne an der schmalsten Stelle des Embryos (Fig. 72 u. 76). Hinter dem ersten Paare bilden sich parallel der weiteren Ausbildung der Neuralrinne bezw. des Neuralrohres weitere (Fig. 77 u. 78 *A*), bis schließlich die ganze Stammzone bis zur Schwanzspitze segmentiert wird. Kopfwärts entsteht vor dem ersten Urwirbelpaar kein weiteres. Das erste Paar liegt nach Schluß und Gliederung des Neuralrohres rechts und links vom Rhombencephalon in einiger Entfernung hinter der Anlage des Gehörorganes (Fig. 104 u. 105).

Die laterale, zuerst unvollkommene, später scharfe Abgrenzung der Urwirbel ist aus Fig. 96 ersichtlich. Aus der Urwirbelwand ausgeschaltete Zellen füllen das Myocöl bald wieder, und die Gesamtheit dieser Zellen bildet dann den Urwirbelkern (Fig. 96).

Schon nach Abgliederung von etwa einem halben Dutzend Urwirbelpaaren wird die dorsale Wand der älteren Urwirbel epithelial und grenzt sich dadurch schärfer gegen den Urwirbelkern und die übrige Urwirbelwand ab (Fig. 93 u. 152).

Darauf tritt, an den ältesten Urwirbeln zuerst, eine Lockerung in der Mitte der medialen Wand ein und führt zur Auflösung der Urwirbelwände und des Urwirbelkernes in lockere, polymorphe, sich rasch vermehrende Mesoblastzellen, auf denen die noch aus enggeschlossenen

prismatischen Zellen bestehende obere Wand wie ein viereckiger Schachteldeckel liegt. Da aus ihr die Lederhaut des Rückens und die willkürliche Muskulatur hervorgeht, so muß sie jetzt als Haut-Muskelplatte bezeichnet werden im Gegensatze zu dem aus lockeren polymorphen Zellen bestehenden Mesenchym (Fig. 97).

In Längsschnitten durch Embryonen mit etwa einem Dutzend Urwirbelpaaren findet man alle Stufen der Urwirbelentwicklung und Umbildung von dem eben in Abgliederung begriffenen jüngsten kaudalen bis zu der Scheidung in Mesenchym und Haut-Muskelplatte in den kranialen Urwirbeln.

Das durch die Urwirbel gelieferte Mesenchym breitet sich lateralwärts gegen die inzwischen entstandene Vor- und Urniere (Fig. 93 u. 99) ventral gegen die primitiven Aorten aus und umhüllt gleichzeitig dorsal das Neuralrohr, ventral die Chorda. So entsteht das einheitliche den Rumpf durchziehende Rumpf- oder axiale Mesenchym.

Es läuft kopfwärts in das noch immer sehr lockere, unsegmentierte Kopfmesenchym oder die Kopfplatte aus, die sich allmählich durch Zellvermehrung verdichtet. Schweifwärts hängt das Mesenchym der jüngsten Urwirbel mit dem noch unsegmentierten Mesoblast der Urwirbelplatten oder der Stammzone zusammen. Lateralwärts dringt es zwischen die Kanälchen des inzwischen entstandenen Exkretionsapparates ein und beginnt dieselben zu umhüllen: Mesenchym der Urniere.

Die peripheren Ränder der Haut-Muskelplatten knicken sich ventralwärts stärker ein und produzieren Zellen, die sich unter Annahme von Spindelform in Gestalt flacher Platten unter dem Dach des Urwirbels ordnen. Sie bilden sich rasch vermehrend und stark anwachsend (Fig. 94) die erste Anlage der segmentalen willkürlichen Muskulatur, die Muskelplatten, die Myotome oder Myomeren (Fig. 282). Der epitheliale Rest der Haut-Muskelplatte lockert sich auf, wird zur Cutisplatte und liefert die Fascien und die Lederhaut des Rückens. Die inzwischen aus der Vereinigung der primitiven Aorten entstandene bleibende Aorta entsendet dorsalwärts zwischen den Haut-Muskelplatten und dem axialen Mesenchym die Segmentalarterien, welche auch das axiale Mesenchym in einzelne Segmente, die Sklerotome oder die Grundlagen für die späteren Wirbel, zerlegen (Fig. 287).

Es besteht somit vorübergehend durch die Scheidung der Urwirbel in die Cutisplatte, die Myotome und Sklerotome auch bei den Amnioten bis herauf zum Menschen eine metamere Anlage der Cutis, der Muskulatur und des Achsenskeletes.

Durch die Cölombildung ist der ventrale Mesoblast in den parietalen und visceralen Mesoblast zerlegt worden. Die bindegewebige

Rumpfwand wird durch den parietalen Mesoblast derart gebildet, daß sich Mesenchymzellen aus der oberen Wand der Pleuropericardial- oder Parietalhöhle (siehe weiter unten) und aus dem parietalen Mesoblast lösen und sich selbständig zwischen dieser und dem Epidermisblatt vermehren. Sie vereinigen sich dann mit dem axialen Mesenchym und der Cutisplatte und bilden so die bindegewebige Grundlage der seitlichen Leibeswände. An den Stellen der späteren Extremitätenanlagen findet sich dichteres, in lebhafter Vermehrung begriffenes, von dem parietalen Mesoblast geliefertes Mesenchym aufgestapelt.

Die den Exkretionsapparat äußerlich überziehenden Mesoblastmassen scheiden sich dann in Cölomepithel und Mesenchym, das teils zur Umhüllung der Vor- und Urniere verwendet wird, teils sich mit dem axialen Mesenchym verbindet (Fig. 93 u. 99).

Der viscerale Mesoblast liefert die Wandung des Darmes und seiner Anhangsdrüsen, indem er sich in das Darmmesenchym und die glatte Muskulatur des Darmes sondert. Das Darmmesenchym wird durch Wucherung der zwischen den Gefäßanlagen übrig bleibenden Zellen des visceralen Mesoblasts gebildet und erhält vom axialen Mesoblast her Zuwachs.

Die ganze Mesenchymbildung geschieht unabhängig von den Gefäßen. Die zuerst völlig blutlosen Gefäße (Schaf [Fig. 251], Hund) werden erst sekundär von Mesenchymscheiden umgeben, welche die Gefäßwand um die Gefäßzellen oder Angiothelien bilden.

Über die definitive Ausbildung des Achsenskeletes siehe unter Entwicklung des Skeletes. Vor der Hand besteht die Skeletanlage nur aus der Chorda dorsalis, aus dem axialen Mesenchym des Rumpfes und aus dem noch sehr lockeren Mesenchym des Kopfes.

5. Die Anlage des Herzens.

Meist gleichzeitig mit der Abgrenzung des ersten Urwirbelpaares entsteht (Hund, Schaf) die Parietalhöhle und die Anlage des Herzens. Auf Figur 73 bemerkt man rechts und links in der Parietalzone eine Trübung, den Herzwulst. Eine ähnliche Mesoblastverdickung umgibt als mondsichelförmige Trübung das Hinterende des Embryos (Fig. 71 *A* u. 72 *A*). In dieser entsteht beim Hunde die erste Spur des Exocöls. Ich nenne sie deshalb Cölomwulst.

Im Herzwulste entsteht ebenfalls eine schließlich das Kopfende hufeisenförmig umrahmende Spalte, deren aufgetriebene Schenkel bald besonders deutlich sind (Fig. 78), die Parietalhöhle. Sie hängt ursprünglich mit dem Cölom nach hinten zusammen. Lateral ist sie durch eine Mesoblastbrücke gegen das Exocöl abgeschlossen (Fig. 87 u. 88). In ihrem hinteren Gebiete entsteht das Herz und der Herzbeutel. Später wachsen in sie die Lungen ein.

Die hufeisenförmige Parietalhöhle müßte bei einem vollkommen in der Fläche der Keimblase gelegenen Embryo in dessen Parietalzone

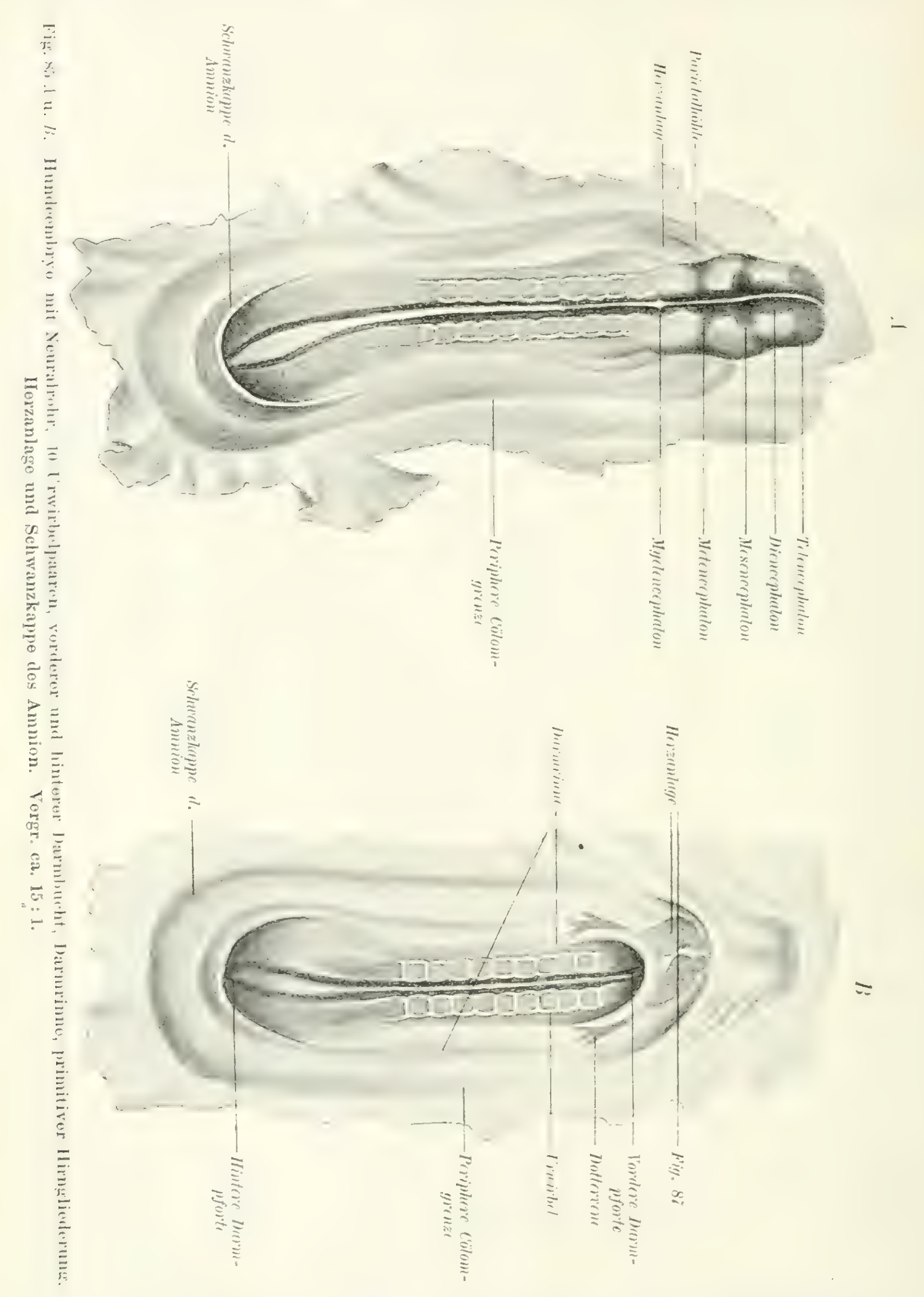


Fig. 86 A u. B. Hundeembryo mit Neuralrohr, 10 Urwirbelpaaren, vorderer und hinterer Darmbucht, Darmrinne, primitiver Hirngliederung, Herzanlage und Schwanzkappe des Amnion. Vergr. ca. 15 : 1.

vor dessen Kopfende liegen. Durch die zwischen Kopfende und Parietalhöhle einspringende vordere Begrenzungsfalte wird die Parietal-

zone aber sehr bald unter den Kopf verlagert. Betrachtet man den Embryo (Fig. 78 *B*) von der Bauchseite, so kann man hinter der Umschlagstelle der Kopffalte durch die vordere Darmpforte in die vordere Darmbucht sehen. Etwas später entsteht auch am hinteren Leibesende die durch die hintere Darmpforte zugängliche hintere Darmbucht (Fig. 85 *B*). Die hufeisenförmigen Schenkel der bindsackförmigen vorderen und hinteren Darmbucht gehen in die Seitenränder des noch rinnenförmigen mit der Dottersackhöhle kommunizierenden Darmes oder der Darmrinne über. Die Wandung der Darmrinne setzt sich in die Wand der Keimblase fort.

Die beiden Darmbuchten vertiefen sich rasch, indem die Schenkel ihrer Begrenzung sich in der ventralen Medianlinie entgegenwachsen.

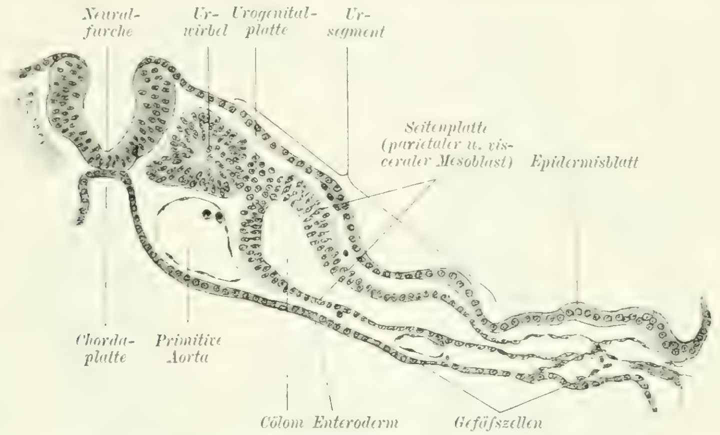


Fig. 86. Querschnitt durch den sechsten Urwirbel eines Hundeembryos mit 10—11 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 100 : 1.

Es müssen also schließlich die Schenkel der vorderen Darmpforte unter dem Kopfe sich einander nähern und dann miteinander verwachsen. Dadurch werden auch die zuerst rechts und links neben dem Kopfe in der Wand der vorderen Darmpforte gelegenen Schenkel der Parietalhöhle ventral verlagert und sich unter dem Kopfe bis zur Berührung genähert (Fig. 85 *B*, 87, 89).

Auch ihre medialen, aus Enteroderm und visceralem Mesoblast bestehenden Wände verwachsen dann unter Schwund des Enteroderms an der Berührungsstelle (Fig. 89) miteinander in der Richtung von vorn nach hinten. Dadurch wird nicht nur die Brustwand gebildet, sondern im weiteren Verlaufe der Verwachsung auch die Darmrinne in der Richtung von vorn nach hinten fortschreitend geschlossen. Da der gleiche Vorgang sich auch an der hinteren Darmpforte in der kaudocranialen Richtung abspielt, wird die offene Darmrinne immer kürzer und ihre Kommunikation mit der Keimblasenhöhle immer enger (Fig. 106).

Noch während die Schenkel der Parietalhöhle lateral vom Kopfe

liegen, kann man an ihr (Fig. 84, S_3 u. S_4) ein Dach aus parietalem Mesoblast und einem Boden aus dickerem visceralen Mesoblast, die Herzplatte, unterscheiden. Sie enthält das Material für die Herzwand (Fig. 88, 89 u. 90). Die schon in Figur 84, S_3 und S_4 unter der

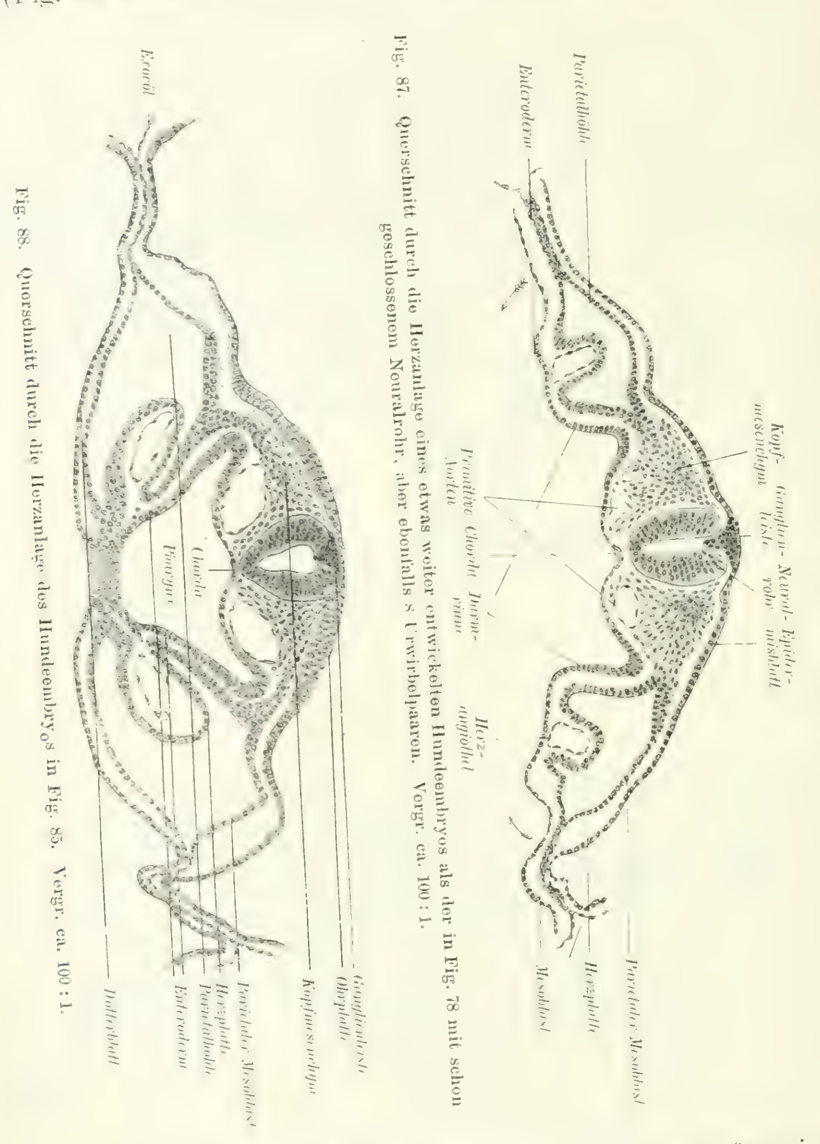


Fig. 87. Querschnitt durch die Herzanlage eines etwas weiter entwickelten Hundeembryos als der in Fig. 78 mit schon geschlossenem Neuralrohr, aber ebenfalls 8 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 100 : 1.

Fig. 88. Querschnitt durch die Herzanlage des Hundeembryos in Fig. 85. Vergr. ca. 100 : 1.

Herzplatte bemerkbaren Zellen, die Gefäßzellen, schließen sich zur Angiotheltapete des Herzens zusammen.

Die Herzanlage ist also eine paarige, und man erkennt im Querschnitt auch noch während der Verwachsung der Darmfalten zwei

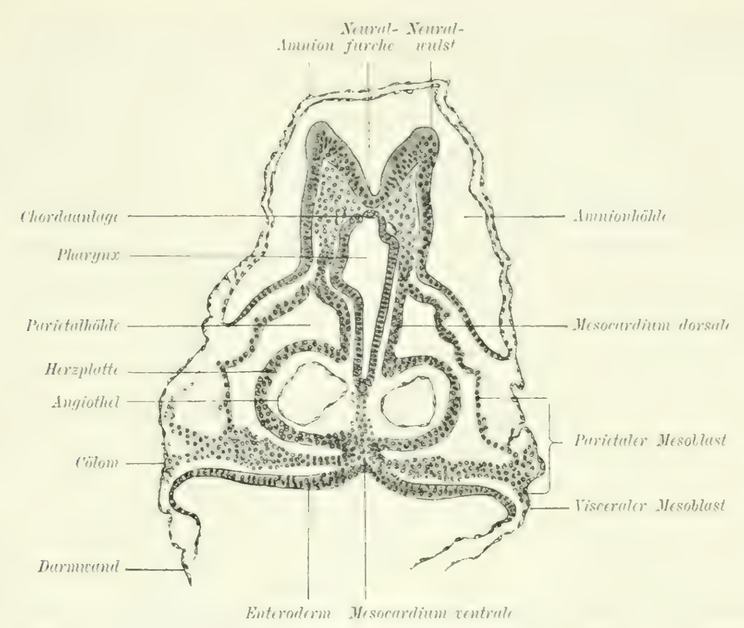


Fig. 89. Querschnitt durch die Herzanlage eines Schafembryos mit noch offener Neuralfurche und 8 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 100 : 1.

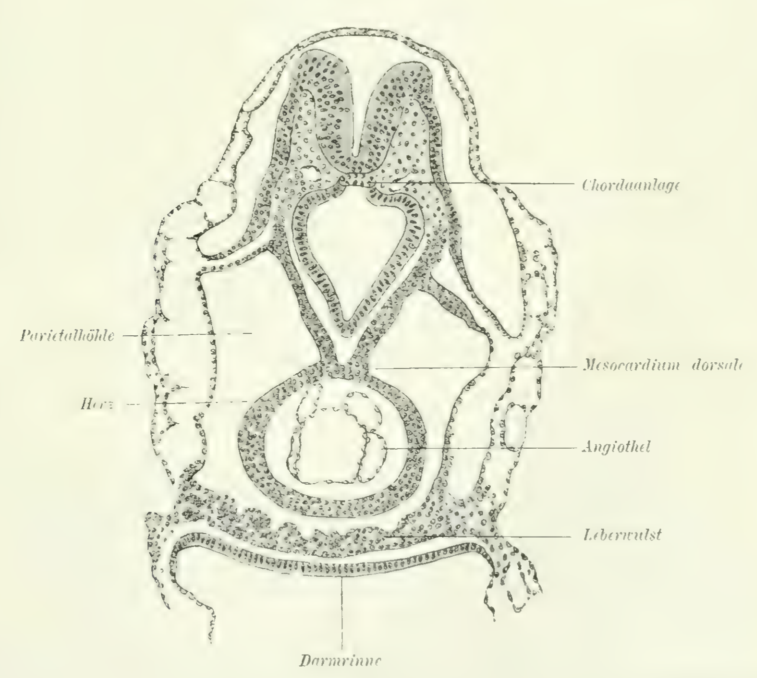


Fig. 90. Querschnitt durch die Herzanlage eines Schafembryos mit teilweise geschlossenem Neuralrohr und 10 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 100 : 1.

Parietalhöhlen nebst den von ihnen umschlossenen rinnenförmigen beiden Herzanlagen und ihren Angiothelschläuchen (Fig. 89).

Die beide Herzhälften noch trennende Scheidewand besteht dann aus dem Reste der schon in Auflösung begriffenen Enterodermplatten und der in ein oberes und unteres Herzgekröse oder Mesocardium dorsale und ventrale umbiegenden Herzwand.

Nach Schwund dieser Scheidewand vereinigen sich die beiden rinnenförmigen Herzplatten durch Verwachsung zu dem spindelförmigen Herzschlauch. In gleicher Weise bilden die ursprünglich getrennten Angiothelröhren den Angiothelschlauch. Nun liegt nach Schwund des ventralen Mesocardiums das Herz auch in einer einfachen Parietalhöhle (Fig. 90).

Die Wand des Herzschlauches liefert in Gestalt langgestreckter Zellen das Myocardium. Aber noch ehe die Herzwand aus Muskelfasern besteht — beim Hühnchen am dritten Bebrütungstage — bemerkt man am Herzen schon regelmäßige Kontraktionen.

Das vordere Ende des spindelförmigen Herzschlauches bildet den kurzen unpaaren, unterhalb der vorderen Darmbucht kopfwärts verlaufenden Truncus arteriosus, der sich in die Arterien der Schlundbogen gabelt. In das Kaudalende des Herzens entleeren die beiden Dottersackvenen ihr Blut (Fig. 106, siehe embryonaler Kreislauf).

Bei den niederen Wirbeltieren (Rundmäulern, Selachiern, Ganoiden und Amphibien) legt sich das Herz nicht paarig, sondern als primitiver Herzschlauch in Form eines einfachen Rohres an. Bei den Amnioten führte die wachsende Dottermasse zu einer flächenhaften Ausbreitung der Keimhaut und zur Trennung der später die ventrale Begrenzung des Kopfdarmes bildenden Teile. Da in diesen das Herz entsteht, wurde damit auch eine paarige Herzanlage veranlaßt, die erst sekundär mit der Vereinigung der ventralen Kopfdarmwände zur unpaaren Herzanlage verschmelzen. Zwar wurde die Dottermasse in den Eizellen der über den Monotremen stehenden Säuger wieder bedeutend reduziert, aber die paarige Herzanlage deutet auch bei ihnen auf dotterreichere Eier ihrer Vorfahren hin.

In die Zeit der geschilderten Entwicklungsvorgänge fällt auch

6. die Anlage der Vor- und Urniere.

Bei den Amnioten legen sich nacheinander drei Harndrüsen an: die Vorniere, Pronephros, die Urniere, Mesonephros, und die Nach- oder Dauerniere, Metanephros.

Bei den Anamniern funktioniert die Vorniere oder nach deren Rückbildung die Urniere, auch im fertigen Organismus zeitlebens als Harnorgan. Bei den Amnioten werden diese beiden Harndrüsenformen zwar ebenfalls noch angelegt, sind aber als Harnorgane funktionslos. Sie werden durch die Dauerniere ersetzt und bilden sich mehr oder weniger vollständig zurück.

In dem Grundprinzipe ihres Baues stimmen die Vor- und Urniere miteinander überein, sofern sich ihr Drüsenkörper aus einzelnen querverlaufenden Harnkanälchen zusammensetzt.

Je nach ihrer Zugehörigkeit zur Vor-, Ur- oder Nachniere werden die Harnkanälchen als Vor-, Ur- oder Nachnierenkanälchen bezeichnet. In der Vor- und Urniere münden die Harnkanälchen in einen längsverlaufenden Kanal, den primären Harnleiter (Wolffscher Gang, Vornierengang, Urnierengang), der den Harn entweder in die Kloake oder bei deren Fehlen dicht hinter dem After auf die

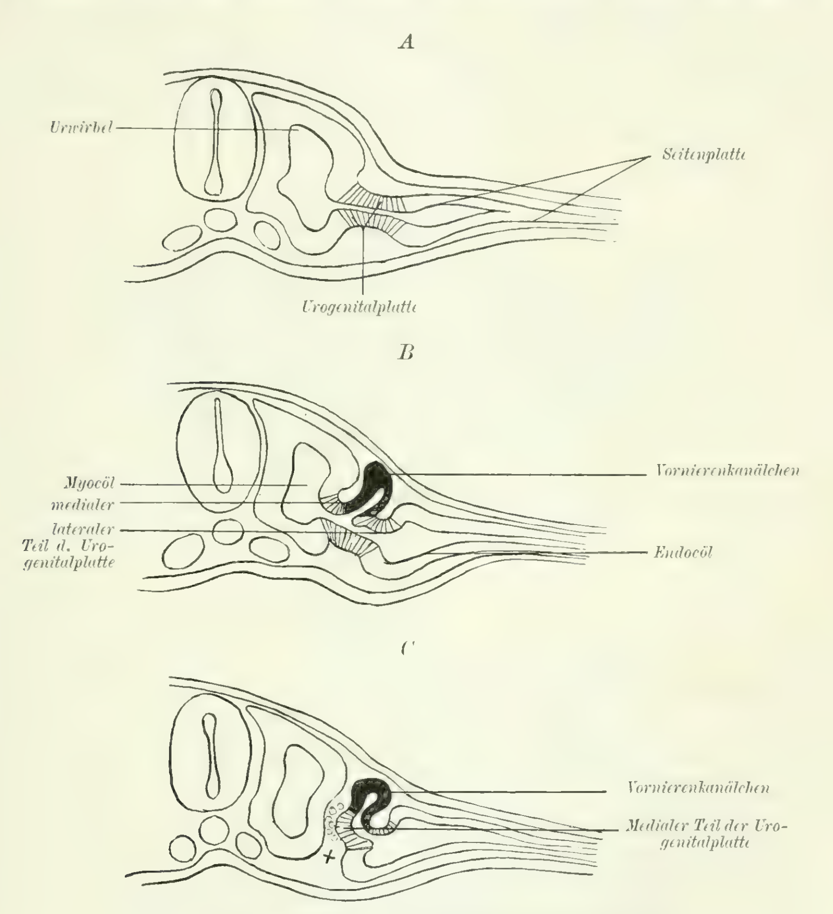


Fig. 91 *A*, *B*, *C*. Drei Schemas zur Bildung der Vorniere, nach Felix.

Körperoberfläche leitet. Sein die Mündung der Harnkanälchen aufnehmender Teil heißt Sammelgang, sein bei Amnioten frei nach hinten zwischen Mesoblast und Epidermisblatt zur Kloake hin wachsender Teil Endabschnitt des primären Harnleiters.

Die Harndrüsen mit ihren Ausführungsgängen sind mesoblastische Bildungen. An dem durch das Cölom gespaltenen Mesoblast erkennt man beiderseits zwischen Urwirbeln und Seitenplatten die Urogenitalplatte (Fig. 91 *A*, *B*, *C*) durch deren Cölomspalte das

Myocöl mit dem Endocöl der Seitenplatten, wenigstens bei niederen Wirbeltieren, zusammenhängt. Da bei ihnen die Ursegmente, d. h. die Urogenitalplatten, sowie die zugehörigen Urwirbel und Mittelplatten deutlich metamer sind, so kann man auch von metameren Harndrüsenanlagen, Nephromeren oder Nephrotomen sprechen. Die Harnkanälchen entstehen aus Ausstülpungen des parietalen Mesoblasts der Urogenitalplatte (Fig. 91 *B*) und kommunizieren demgemäß mit dem Endocöl. Dann trennt sich die Urogenitalplatte von dem Urwirbel vollkommen ab (Fig. 91 *C*). Da die Harnkanälchen außerhalb des von den Seitenplatten umwandeten

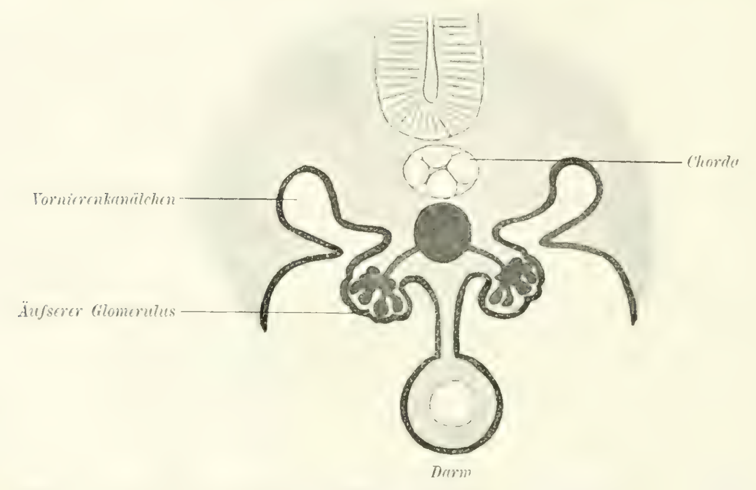


Fig. 92. Schema zur Bildung des äußeren Glomerulus der Vorniere bei Amphibien.

Endocöls entstehen, liegen sie von Anfang an retroperitoneal zwischen Urwirbeln und Cölom und kommunizieren mit diesem nur durch feine Spalten, die Nephrostome.

Zu diesem Exkretionsapparat gesellen sich mit der Wasserausscheidung betraute Filtrationsapparate, die Glomeruli oder Gefäßknäuel. Ein Glomerulus entwickelt sich entweder außerhalb des Harnkanälchens im visceralen Mesoblast der Urogenitalplatte rechts und links von der Aorta, von der seine Blutgefäße gespeist werden, und ragt dann dem Nephrostom gegenüber in das Cölom als äußerer Glomerulus (Fig. 92) frei herein. Oder er wird als innerer Glomerulus in die Wand eines Harnkanälchens selbst eingestülpt (siehe Fig. 99). Der erweiterte, durch den inneren Glomerulus eingestülpte Teil des Harnkanälchens heißt dann Vor- oder Urnierenkämmerchen.

Vorniere.

Bei niederen Wirbeltieren sind diese Verhältnisse an der bei voller Entwicklung die ganze Rumpfhöhle durchziehenden Vorniere sehr übersichtlich. Sie verwischen sich aber bei den Amnioten und bei dem Menschen durch die rudimentäre Anlage der Vorniere.

Weiter erschwert die kurze Zeit des Bestehens der Vorniere und ihre frühe mit der Anlage der Urniere sich zeitlich verquickende Rückbildung die scharfe Sonderung beider.

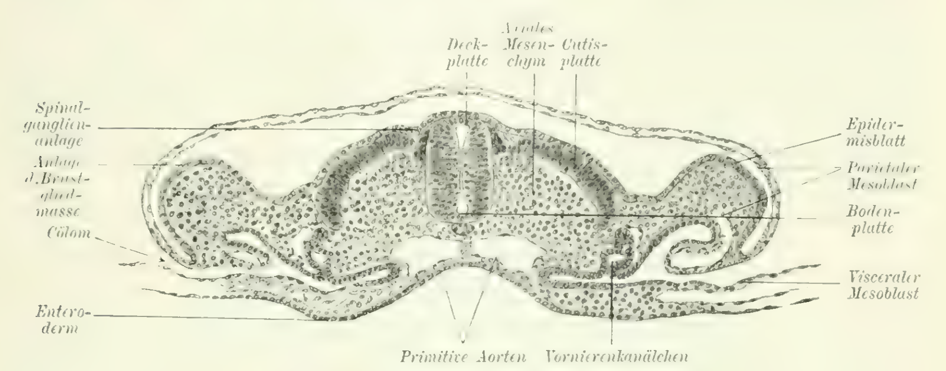


Fig. 93. Querschnitt durch den sechsten Urwirbel von dem Hundeembryo, Fig. 103, mit 19 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 100 : 1.

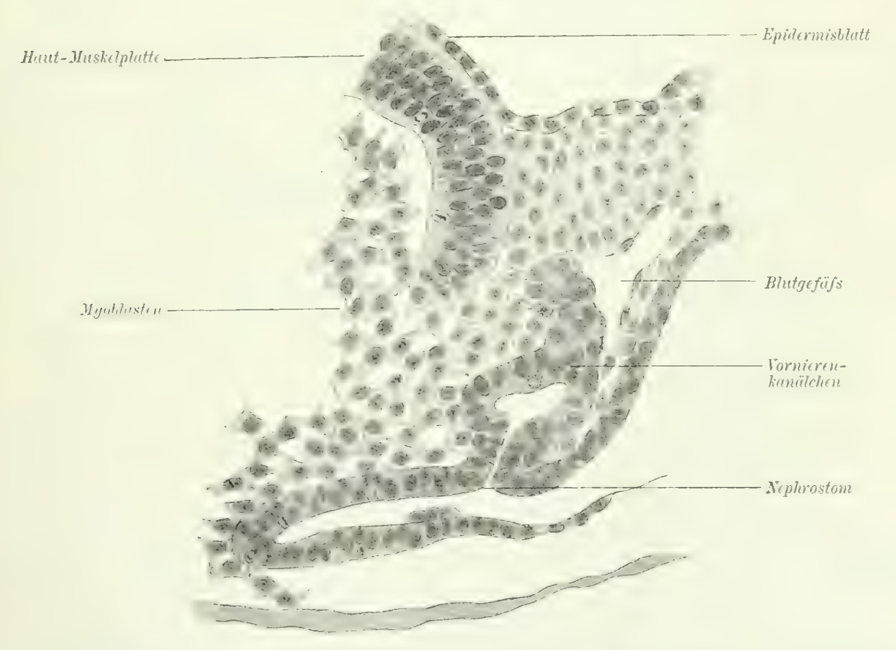


Fig. 94. Die in Fig. 93 abgebildete Vornierenanlage vom Hunde, stärker vergrößert. Vergr. ca. 300 : 1.

Die Anlage der Vorniere geschieht bei Reptilienembryonen mit ca. 6—10, bei Vogelembryonen mit etwa 8—9 und bei Säugerembryonen (Kaninchen, Hund, Schaf) mit 5—6 Ursegmentpaaren.

Die ganze Anlage erstreckt sich bei Reptilien nur vom 5. bis höchstens 12., bei Vögeln vom 4. bis 15., bei Säugetieren vom 5. bis 10. Ursegment. Es kommt namentlich im vorderen Teile der Anlage — der hintere bleibt vielfach ganz rudimentär — zur Bildung kleiner, dorsalwärts gerichteter und nach hinten gekrümmter Kanälchen, deren Enden dann miteinander zum Sammelgang verwachsen, während ihr mit dem Cölom zusammenhängender Teil durch feine Spalten, rudimentäre Nephrostome, sich in die Bauchhöhle öffnen kann (Fig. 94). Das distale Ende des Sammelganges wächst als solider Strang zuerst frei zwischen Epidermisblatt und Mesoblast als primärer Harnleiter nach hinten aus. Dann legt sich sein Ende bei Säugetieren und Selachiern an das Epidermisblatt an und verschmilzt mit diesem (Fig. 95). Parallel

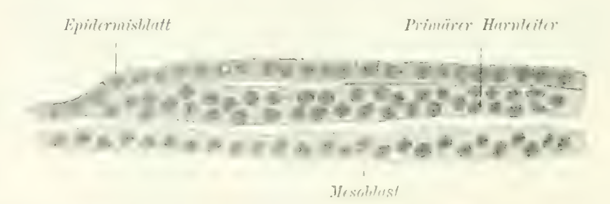


Fig. 95. Sagittalschnitt durch einen Schafembryo mit 12 Ursegmentpaaren von 17 Tagen und 5 Stunden nach der Begattung. Anlagerung des freien Teiles des primären Harnleiters im Bereiche des noch ungegliederten Mesoblasts an das Epidermisblatt. Vergr. ca. 230 : 1.

dieser nach hinten fortschreitenden Verschmelzung lösen sich dann wieder die schon verschmolzenen Strecken von dem Epidermisblatt ab. Die zeitweilige Verbindung des Epidermisblattes mit dem primären Harnleiter ist also immer nur eine sehr kurze und rückt immer weiter kaudalwärts.

Es ist strittig, ob der primäre Harnleiter sich bei Säugetieren und Selachiern auf Kosten des Epidermisblattes nach hinten verlängert oder sich, ohne von ihm Material zu beziehen, nur an dieses anlegt. Nach meinen Erfahrungen ist ersteres beim Hunde sicher der Fall, denn die durch zahlreiche Mitosen im Epidermisblatt gelieferten und dem primären Harnleiter angegliederten Zellen werden bei ihrer nachträglichen Lösung vom Epidermisblatt von der Membrana limitans wie von einer Basalhaut umhülst.

Die vorübergehende Verbindung des primären Harnleiters mit dem Epidermisblatt wird als Beweis dafür gedeutet, daß ursprünglich die Vornierenkanälchen und später ihr Sammelgang auf der Körperoberfläche gemündet haben.

Nach vollkommener Lösung vom Epidermisblatt verwächst das hintere Ende des primären Harnleiters mit der lateralen Wand der Kloake und öffnet sich in diese (menschliche Embryonen von 4,2 mm Länge, Schafembryonen von 7 mm Länge). Der primäre Harnleiter wächst schneller kaudalwärts, als die Segmentierung nach hinten fortschreitet. Sein Hinterende liegt bei Embryonen mit mehr als 14 Ursegmentpaaren

stets im Bereiche des noch unsegmentierten Mesoblasts. Seine Lichtung tritt bei Mensch, Hund und Schaf an verschiedenen Stellen gleichzeitig auf. Unter Zusammenfluß dieser Spalten und der noch kranial und kaudal sich anschließenden wird der solide, strangförmige primäre Harnleiter zum Rohr.

Erst nach Rückbildung der Vornierenkanälchen und nach begonnener Anlage der Urniere, also ganz verspätet, bilden sich bei Vögeln (z. B. Huhn, Dohle) und bei gewissen Säugetieren (z. B. Maulwurf und Mensch) beiderseits äußere Vornierenglomeruli, welche nachträglich jederseits zu einem einzigen Glomerulus verschmelzen können. Die Vorniere wird bei Amnioten überhaupt nur wegen der aus ihr hervorgehenden Anlage des primären Harnleiters angelegt. Nach dem, unter normalen Verhältnissen, spurlosen Schwund der Vorniere wird der primäre Harnleiter in den Bestand der Urniere herübergenommen und weiter verwendet (siehe Entwicklung des Harngeschlechtsapparates).

Die Urniere

zeigt nach Anlage, Ausbildung, Leistung und Dauer ihres Bestandes bei den Amnioten bedeutende Verschiedenheiten. Die Anlage der Urniere beginnt gleichzeitig mit der Rückbildung der Vorniere. Da nun

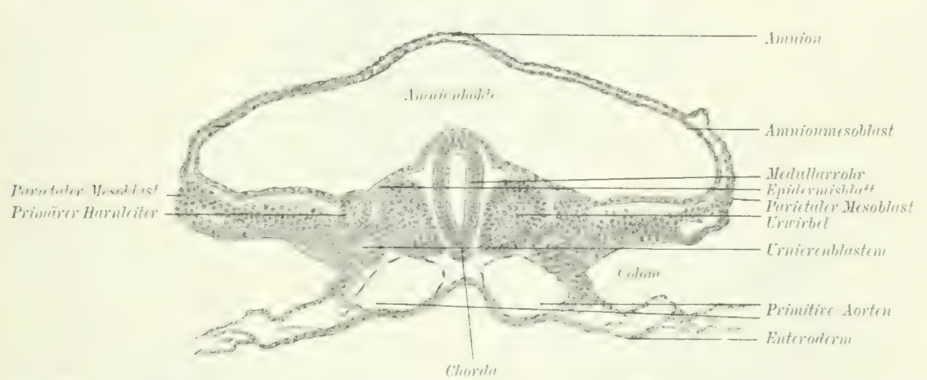


Fig. 96. Querschnitt durch das 10. Urwirbelpaar eines Hundeembryos mit 17 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 100 : 1.

die Vorniere, z. B. bei Amphibien, längere Zeit als bei den Embryonen der Amnioten besteht, so legt sich bei jenen die Urniere auch später an als bei diesen. Bei Reptilien und Vögeln bestehen Vor- und Urniere einige Zeit nebeneinander, und neben den sehr spät angelegten äußeren (Vornieren-)Glomerulis findet man zahlreiche Urnierenglomeruli.

Bei den Amnioten erscheint die Urniere, ehe der primäre Harnleiter die Kloake erreicht hat (so z. B. bei Vögeln am dritten Bebrütungstage, bei Kaninchen- und Schafembryonen von 5–5,5 mm Länge, bei Hunde- und Schweineembryonen

mit 10—12 Paar Urwirbeln von 4,5—5 mm und bei menschlichen Embryonen von 2,6—3 mm Länge) und zeigt die höchste Ausbildung bei Huhn und Ente am 8. bis 9. Bebrütungstage, bei Kaninchenföten von 18—20 mm, bei Hunde-, Schweine- und Schafsembryonen von 10—12 mm und bei menschlichen Embryonen von etwa 7 mm Nackensteißlänge.

Die kaudal von der Vornierenanlage gelegenen, zur Urnierenbildung verwendeten Urogenitalplatten hängen ursprünglich mit den Urwirbeln und Seitenplatten zusammen, lösen sich dann aber in der Richtung von vorn nach hinten, wie bei der Vornierenanlage, zuerst von den Urwirbeln und bilden dann im Bereiche der Urwirbelreihe jederseits einen aus verdickten rundlichen Zellenanhäufungen bestehenden Strang, das U r n i e r e n b l a s t e m (Fig. 96). Dieses läuft kaudal, in dem noch nicht in Urwirbel gegliederten Embryonalgebiet, in eine relativ dicke und im

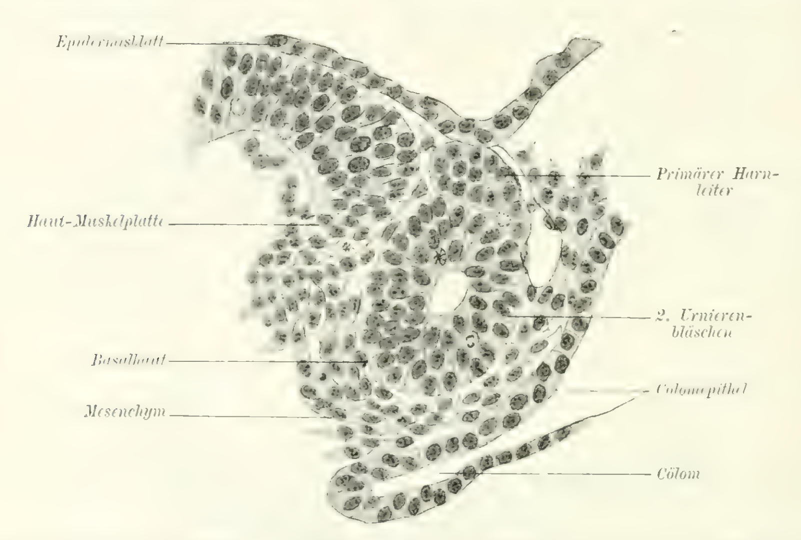


Fig. 97. Querschnitt durch das 10. Urwirbelpaar eines Hundeembryos mit 19 Urwirbelpaaren, Fig. 103. Vergr. ca. 300 : 1.

Gegensatze zu den Anamniern s o l i d e Urogenitalplatte aus. Bald trennen sich die rundlichen Zellenklumpen des Urnierenblastems auch von der Mittelplatte und formieren einen Strang mit kugelförmigen, hintereinander gelegenen Auftreibungen. Nun grenzt das Urnierenblastem medial an die Urwirbel, dorsolateral an den primären Harnleiter, lateral an die Seitenplatten oder nach seiner Trennung von diesen an die inzwischen entstandenen Mittelplatten. Kranial stößt es an etwa noch vorhandene Vornierenreste, und nach hinten geht es in die noch mit den Urwirbeln und Seitenplatten verbundenen Urogenitalplatten über.

Nach der Lösung von den Seitenplatten zerfällt das Urnierenblastem auch der Länge nach in metamere, je zu einem Ursegment gehörige

Zellkugeln mit (bei Schaf und Hund sehr deutlicher) konzentrischer Schichtung.

Von den bei niederen Wirbeltieren an Stelle des Urnierenblastems mehr oder weniger deutlichen, als Cölomausstülpung entstehenden Kanalanlagen und ihren Nephrostomen finden sich bei den Amnioten nur ganz verwischte, nach meinen Erfahrungen sogar individuell schwankende, Spuren in Gestalt feiner seitlicher, aus dem Cölom in die sonst solide Urogenitalplatte einspringender, aber sehr schnell verschwindender Spalten (Hund, Schaf).

Die Zellkugeln des Urnierenblastems bilden sich nun unter Abplattung ihrer hintereinander gelegenen Kontaktflächen zu den Urnierenbläschen (Fig. 97) und dann zu kurzen gewundenen Kanälchen

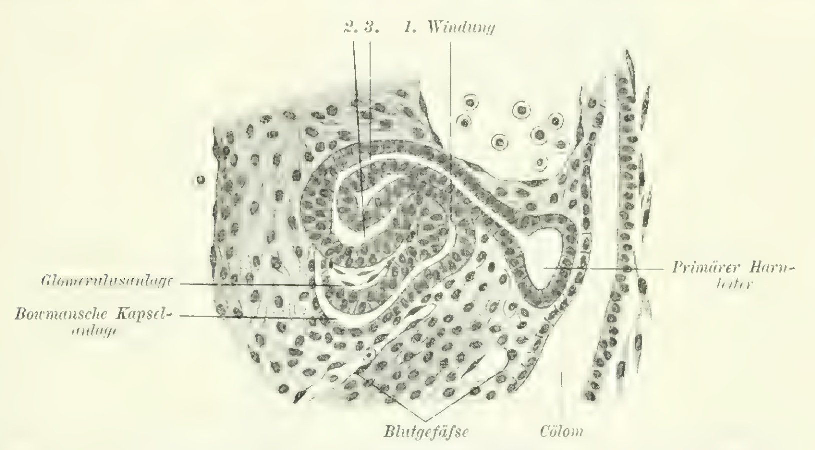


Fig. 98. Querschnitt durch die linke Urnierenanlage eines Hundes mit 26 Urwirbelpaaren. Anlage des Glomerulus. Vergr. ca. 300 : 1.

um, welche sich mit ihren dorsalen Enden dem primären Harnleiter anlegen, mit ihm verschmelzen und sich in ihn öffnen. Die bei niederen Wirbeltieren vielfach deutliche metamere Anordnung dieser Urnierenkanälchen ist bei den Amnioten meist verwischt; doch finde ich bei einem menschlichen Embryo von 6,5 mm Nackensteißlänge die voneinander sehr gut abgrenzbaren Urnierenkanälchen in Übereinstimmung mit anderen Autoren sehr deutlich metamer angeordnet.

Noch ehe die Anlagen der Urnierenkanälchen mit dem primären Harnleiter verschmelzen, ändert sich die Dicke ihrer jetzt deutlich epithelialen Wand, sofern ihr Anfangsstück durch flache Zellen, ihre übrige Wand aber durch hohes Prismenepithel gebildet wird. Das dünnwandige blinde Anfangsstück, die Bowmansche Kapsel, enthält später den Glomerulus. Um die Urnierenbläschen und den noch soliden primären Harnleiter bemerkt man an guten Schnitten eine deutliche Basalhaut (Fig. 97), die in der Folge zur Basalhaut der

Urnierenkanälchen und des röhrenförmigen primären Harnleiters wird. Die Verbindung der Urnierenkanälchen mit dem primären Harnleiter erfolgt verhältnismäßig spät. Bei einem menschlichen Embryo von 4,25 mm Scheitelsteißlänge wurden nur die vorderen 14, bei einem ebensolchen von 8 mm Nackensteißlänge aber sämtliche Urnierenkanälchen in Verbindung mit dem primären Harnleiter gesehen.

Durch den Zerfall der Urogenitalplatte parallel der nach hinten fortschreitenden Segmentierung in immer neue Zellkugeln und durch die

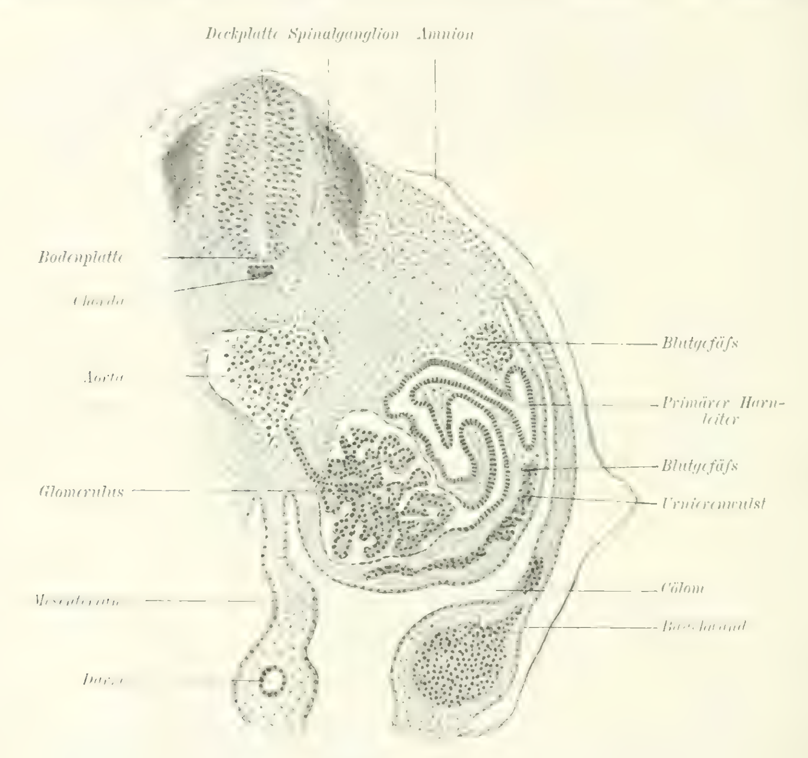


Fig. 99. Querschnitt durch die Urnierenanlage eines Schafembryos von 21 Tagen und 1,5 cm Länge. Fertiger Glomerulus, ca. 30 Urwirbelpaare. Vergr. ca. 120 : 1.

Umbildung dieser in Urnierenbläschen und Urnierenkanälchen wird die ganze Urogenitalplatte in Urnierenkanälchen umgewandelt. Der primäre Harnleiter nimmt immer mehr Kanalmündungen auf. Dadurch wird sein als „Sammelgang" bezeichneter Teil immer länger, sein freies, in die Kloake mündendes Endstück aber immer kürzer. Der kopfwärts gelegene Sammelgang der Vorniere ist inzwischen vollkommen zurückgebildet worden und verschwunden.

Die Glomeruli entstehen aus einem Haufen mesoblastischer Rundzellen. Das kleine Anfangsstück der Urnierenkanälchen flacht sich schöpflöffelartig ab, und in der Höhlung dieses doppelwandigen Löffels

entsteht die Anlage der Glomeruli als Gefäßschlinge (Fig. 98). Das kubische Epithel, welches dem Glomerulus aufsitzt, wird zu dessen visceralem, das aus niedrigem Epithel bestehende, die untere Wand des Löffels bildende Blatt zum parietalen Teil der Bowmanschen Kapsel. Die Glomeruli treten erst nachträglich mit der Aorta durch ein Vas afferens in Verbindung. Ihr Vas efferens mündet in die Vena cardinalis posterior.

Die Anlage der Glomeruli geschieht schubweise in der Richtung von vorn nach hinten, so daß immer ganze Gruppen gleichzeitig auftreten.

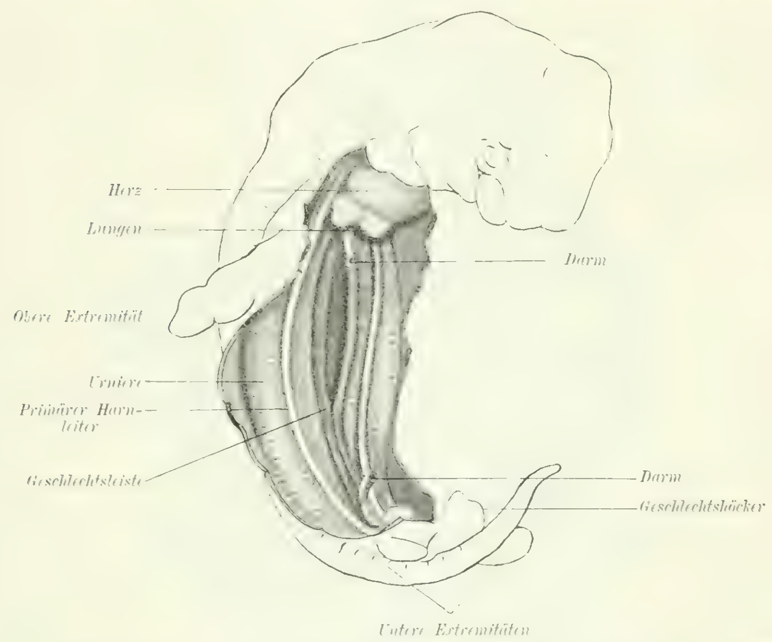


Fig. 100. Schweineembryo von 1 cm Nackenbeckenlänge. Die Bauchdecken sind abgetragen. Ansicht der Urniere zur Zeit ihrer vollen Ausbildung. Vergr. ca. 8 : 1.

Die ersten Glomeruli sind bei Menschenembryonen von 4 mm gefunden worden, bei solchen von 8 mm Nackensteißlänge sind sie im Bereiche der ganzen Urniere entwickelt. Bei Schafembryonen von 17 Tagen, 22 Std. und 5 mm Scheitelsteißlänge finde ich ganz auffallend große, aber noch blutleere Glomerulusanlagen. Bei einem Schafembryo von 6 mm Nackensteißlänge und 20 Tagen sind alle Glomeruli bluthaltig, ebenso bei Hundeëmbryonen von 8 mm Länge. Bei 5 mm langen Hundeembryonen legen sie sich eben an. Die Glomeruli der verschiedenen Säugetierembryonen erreichen eine sehr verschiedene Größe. Bei Schaf- und Rinderembryonen von 10—14 mm Länge und menschlichen Embryonen von 15 bis 18 mm Länge schwankt ihr Durchmesser anfänglich zwischen 0,04—0,065 mm, später zwischen 0,2 – 0,35 mm. Bei Schweineembryonen von 5—6 mm kann man die 0,5 mm großen Glomeruli mit bloßem Auge sehen. Relativ klein bleiben sie bei Hunde- und Katzenembryonen. Die Glomeruli der menschlichen Urniere wachsen bis zur Embryonallänge von 22 mm.

Mit zunehmendem Längenwachstum schlängeln sich die Urnierenkanälchen und bilden den in die Bauchhöhle vorspringenden Urnierenwulst (Fig. 99).

In einem Querschnitte durch den Urnierenwulst liegen die Glomeruli in einfacher oder mehrfacher medialer Reihe. Lateral in der Basis des Wulstes bemerkt man den primären Harnleiter. Zwischen beiden verlaufen die anfänglich dreifach gewundenen Urnierenkanälchen in der aus Figur 98 und 99 ersichtlichen Anordnung. Die Kanalwindungen drehen sich dann so, daß der ventrale Abschnitt (Fig. 98, *1*)

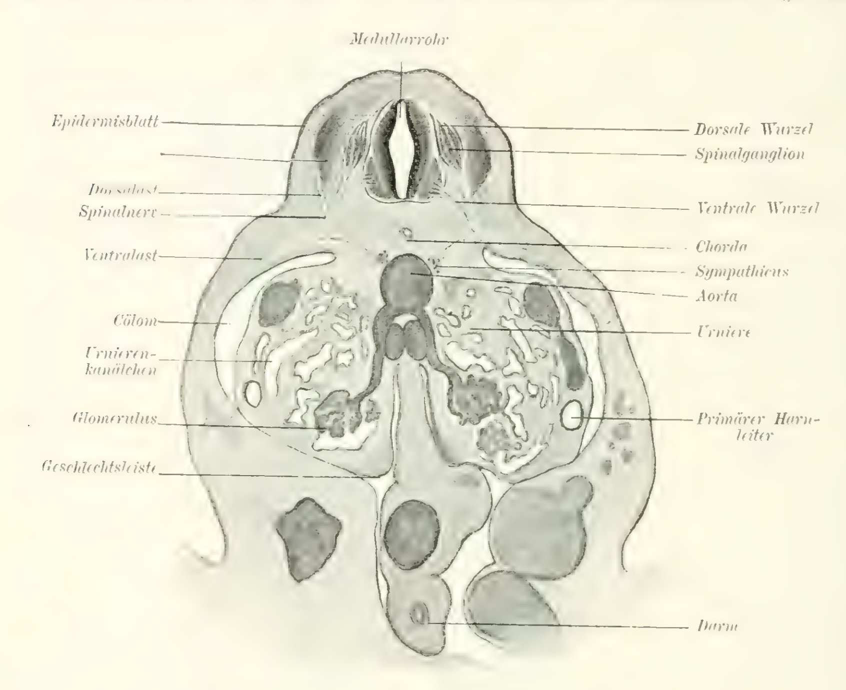


Fig. 101. Querschnitt durch den Pferdeembryo, Fig. 105. Vergr. ca. 15 : 1.

zum medialen, der dorsale, *3*, zum lateralen wird, und neben den Hauptkrümmungen entwickeln sich Nebenkrümmungen, welche das bisher klare Schnittbild verwirren (Fig. 101). In den ausgebildeten Kanälchen differenzieren sich alsbald einzelne Abschnitte durch wechselnde Weite und verschiedenen Epithelbelag. Der erste und zweite Abschnitt erweitert sich und wird zum Tubulus secretorius, der dritte engbleibende Abschnitt aber wird zum Tubulus collectivus oder Sammelrohr. Dieses bekleidet kubisches Epithel, jenes hohe mit Cilien bestandene Prismenzellen mit schwer färbbaren Kernen.

Die Bildung von sekundären Harnkanälchen ist einstweilen nur beim Kaninchen, dem Schweine und dem Menschen durch Sprossenbildung aus schon vorhandenen primären Kanälchen bekannt. Ich finde

solche auch beim Schafe. Durch die Bildung sekundärer Kanälchen nimmt die Zahl der Urnierenkanälchen und der Glomeruli beträchtlich zu.

Auf dem Höhepunkt der Entwicklung reichen die Urnierenwülste von der Lungenanlage bis ins kleine Becken (Fig. 100). Auf ihrer lateralen Seite verläuft der primäre Harnleiter. An der ventralen, das Darmgekröse flankierenden Fläche der Urniere bildet sich eine mehr oder minder deutliche Leiste, die Geschlechtsleiste, aus. Die Blutgefäße und das Kanalwerk der Urniere werden durch Mesenchym zusammengehalten (Mesenchym der Urniere). Die Oberfläche des Urnierenwulstes wird vom Cölomepithel überkleidet.

Die Rückbildung setzt an dem kranialen und kaudalen Ende der Urniere unter Vermehrung des Bindegewebes, fettigem Zerfall und Aufsaugung der Urnierenkanälchen ein. Ebenso gehen die Glomeruli zuerst

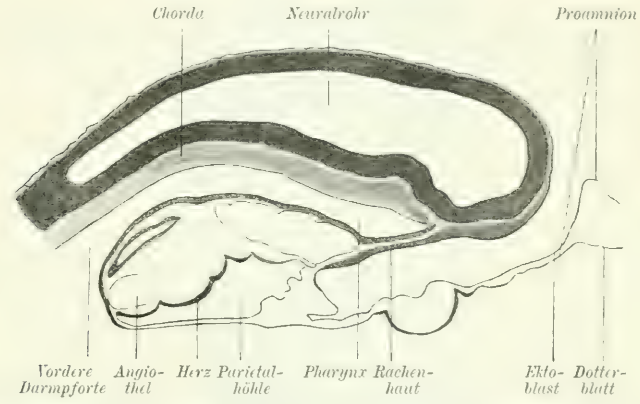


Fig. 102. Medianschnitt durch einen Dohlenembryo mit 12 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 150 : 1.

im kranialen, später meist erst nach vollkommener Rückbildung der Kanälchen, auch im kaudalen Gebiete der Urniere zugrunde.

Die Rückbildung beginnt bei menschlichen Embryonen von etwa 22 mm Länge und ist erst bei Embryonen von 15—16 Wochen beendigt. Viel rascher vollzieht sie sich bei Tieren.

7. Entwicklung des Kopfes und Gesichtes.

Die weitere Ausbildung des Kopfendes (siehe Fig. 78, 85 u. 102) wird durch die Vertiefung der vorderen Grenzfalte und durch die weitere Ausbildung der Hirnanlage beherrscht. Die Hirnbläschen sind von einer dünnen Mesenchymlage umgeben, die ganze Kopfanlage ist vom Epidermisblatt umscheidet. Unter dem Gehirnrohr liegt die axiale Rückensaite und unter dieser das vordere Ende des Eingeweiderohres, d. h. der noch durch die Rachenhaut geschlossene Vorderdarm. Sein blindes Ende wird später durch den quergestellten Stirnwulst (Fig. 108) von

oben und durch die gleich zu erwähnenden Visceralbogen seitlich umschlossen. Unter dem Stirnwulst und über dem ersten Visceralbogenpaar bemerkt man eine quergestellte blindsackförmige Einsenkung, die primitive Mundbucht (Fig. 103).

Das erste Hirnbläschen treibt, ehe es sich in zwei hintereinander gelegene Abschnitte gliedert, rechts und links eine blasenförmige Ausbuchtung, die durch einen hohlen Stiel mit der Hirnwand in Zusammen-

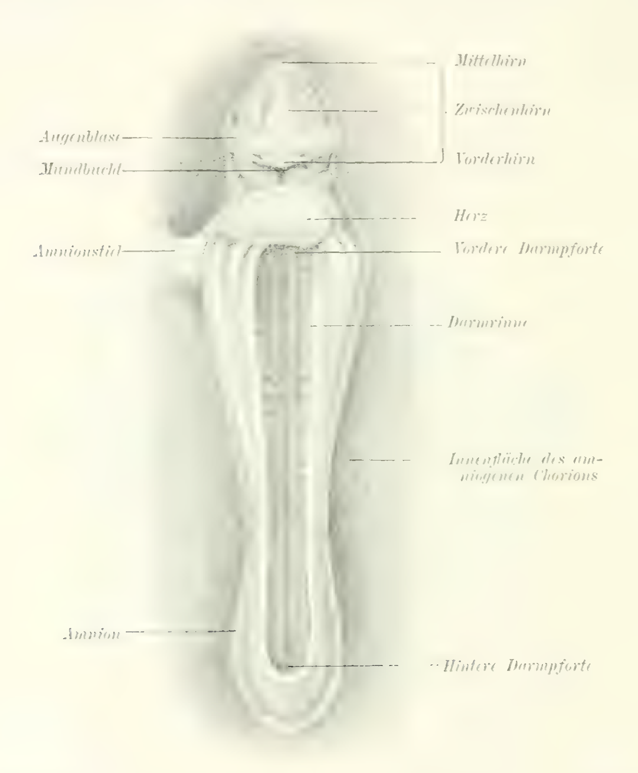


Fig. 103. Ventralansicht eines Hundeembryos mit 19 Urwirbelpaaren. Der untere Teil des Chorions und Dottersackes ist entfernt. Vergr. ca. 15 : 1.

hang bleibt. Diese seitlichen Divertikel und ihr Stiel bilden die ersten Anlagen des Sehorganes oder die primitiven Augenblasen mit dem Augenblasenstiel (Fig. 103, 104 u. 106).

Die von beträchtlicher Größenzunahme begleitete weitere Gliederung des Gehirnes bedingt auch eine sehr wesentliche Ausbildung des Hirnschädels mit gleichzeitiger Vergrößerung der ganzen Kopfanlage. Das überwiegende Längenwachstum der dorsal gelegenen Hirnteile, vor allem am Vorder- und Mittelhirn, veranlaßt sehr bald Krümmungen an dem ursprünglich gerade gestreckten Kopfe, durch welche das Mittelhirn an den höchsten Punkt eines Bogens gelangt, dessen nasaler

Schenkel durch das Vorder- und Zwischenhirn, dessen kaudaler Schenkel dagegen durch das Hinter- und Nachhirn gebildet wird (siehe Fig. 104). So entsteht der dem Gipfel des Mittelhirnes entsprechende Scheitelhöcker, vor welchem der Gesichtsteil des Kopfes tief ventralwärts eingebogen (Kopfbeuge) der Brust aufliegt. Hinter ihm setzt sich der Hirnteil des Schädels an einer durch den Nackenhöcker äußerlich markierten Stelle, der Nackenbeuge, immer schärfer gegen den Rumpf ab (Fig. 105). Durch die mit dieser ventralen Einbiegung des Kopfes gleichzeitige ventrale Einrollung des Embryonalleibes kommt das Kopfende vorübergehend in nächste Nähe des Schweifendes zu liegen.

In nicht minder auffälliger Weise wird die Entwicklung des Gesichtsschädels durch die Ausbildung der Sinnesorgane und die

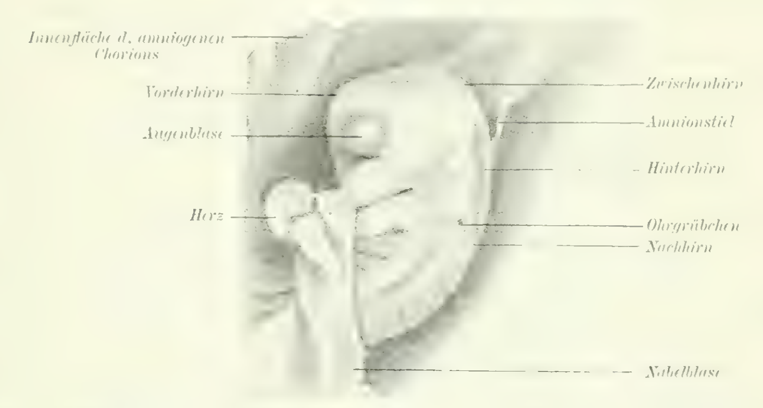


Fig. 104. Seitenansicht eines Hundeembryos von derselben Entwicklungsstufe wie Fig. 103 mit 20 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 15 : 1.

Beziehungen des Kopfes zu der in ihm gelegenen vorderen Darmhöhle und der Mundbucht beeinflußt.

Die blind endigende vordere Darmhöhle setzt sich mit der Außenwelt in Kommunikation durch Bildung des Mundes und durch die Anlage des Kiemenapparates oder des Visceralskeletes des Kopfes.

Die Entwicklung des Visceralskeletes des Amniotenkopfes wird durch die respiratorische Leistung verständlich, welche bei den wasserlebenden Wirbeltieren der im Kopfe gelegene Abschnitt des Darmes, der Kopfdarm, durch die Bildung des Kiemenapparates übernimmt.

Auch bei den luftlebenden Wirbeltieren wird dieser Apparat angelegt, ist aber für das Luftleben nutzlos geworden und wird nur zum Teile erhalten, weiter ausgebildet und neuen Funktionen angepaßt. Der Rest wird rückgebildet. Bei niederen wasserlebenden Wirbeltieren ent-

stehen aus ihm die Kiemen-, Schlund- oder Visceralbogen und die sie trennenden Kiemen-, Schlund- oder Visceraltaschen sowie die Kiemenspalten und Kiemen.

Noch während der Kopf gerade gestreckt ist oder sich eben erst einzubiegen beginnt, bilden sich an der Innenwand des blindgeschlossenen Kopfdarmendes nacheinander in kraniokaudaler Richtung paarige, hintereinanderliegende blindsackförmige Ausbuchtungen des Enteroderms im Bereiche des Pharynx, die Schlundtaschen (Fig. 106). Sie vertiefen sich unter Verdrängung des in der Darmwand gelegenen Mesenchymes, bis sie an die Innenfläche des Epidermisblattes heranreichen. Ihnen entsprechen äußere, seichtere, transversal gestellte Furchen (Fig. 104). Diese sind nicht durch Einstülpung, sondern durch Oberflächenerhebung ihrer Umgebung entstanden. Ihr Grund wird durch die Membrana

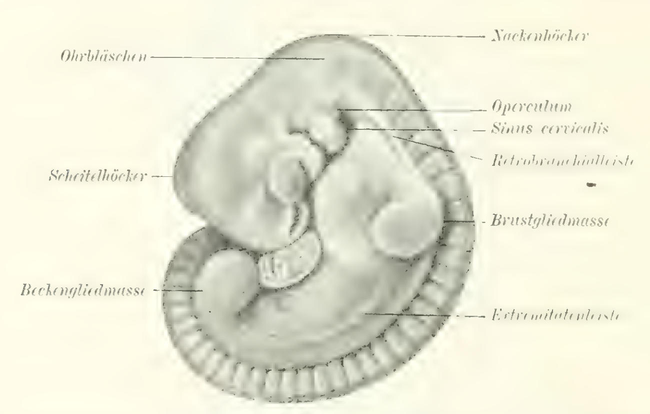


Fig. 105. Pferdeembryo von 1 cm Länge mit 48 Urwirbelpaaren, vom 28. Tage nach der letzten Begattung. Vergr. ca. 5 : 1.

obturatoria, die aus je einer Lage Enteroderm und Epidermisblatt besteht, abgeschlossen (siehe Fig. 202). Durch deren nachträgliches Einreißen können die Visceraltaschen in Spalten umgewandelt werden, die nach innen in den Kopfdarm, nach außen auf die Haut führen und nun Kiemen-, Visceral- oder Schlundspalten heißen. Zwischen diesen hintereinander auftretenden Furchen haben sich durch Verdickung der Mesenchymwand der vorderen Darmhöhle spangenartig den Kopfdarm umgreifende, in kaudaler Richtung an Größe abnehmende Wülste, die Kiemen-, Schlund- oder Visceralbogen, ausgebildet. In deren aus Mesenchym bestehender Grundlage verläuft bei voller Entwicklung je ein Blutgefäß, die Kiemenarterie, und je ein Nerv. Die Zahl dieser Bogen wechselt. Sie ist bei Anamniern vielfach eine größere als bei Amnioten, bei denen äußerlich in der Regel nur vier deutliche Visceralbogen erkennbar sind. Dagegen findet man bei Betrachtung von innen vier bis fünf Schlundtaschen. Der Umstand, daß man selbst

beim Menschen und verschiedenen Säugetieren, wenn auch nur vorübergehend, sechs Kiemenarterien gefunden hat, spricht für das ursprüngliche Vorhandensein von sechs, wenn auch in kaudaler Richtung sehr rudimentär werdenden oder nur kurze Zeit bestehenden Visceralbogen.

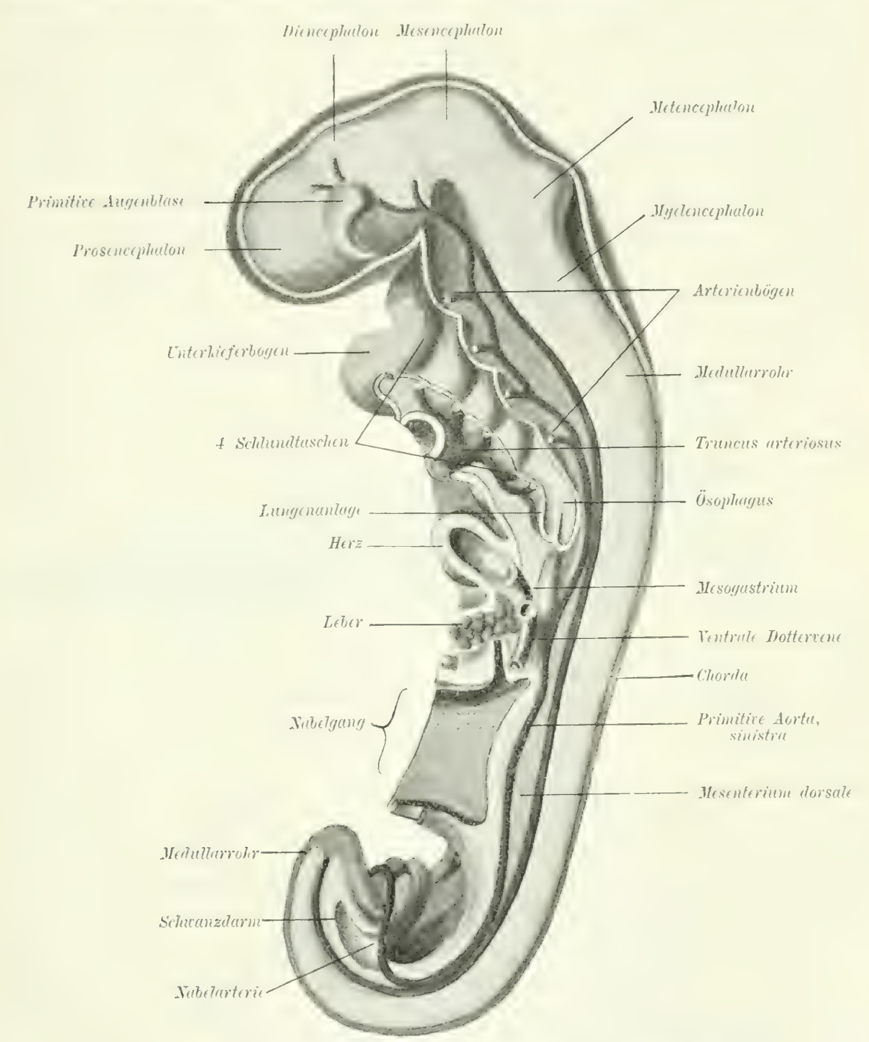


Fig. 106. Modell eines menschlichen Embryos von 18—21 Tagen, nach His.

Bei den wasserlebenden und durch Kiemen atmenden Wirbeltieren kann nach Ausbildung der Mundöffnung und Einreißen der Schlußplatten das Wasser durch den Mund in den Schlund- oder Kopfdarm eindringen und durch die Kiemenspalten ausgestoßen werden. Hierbei muß es an den, von den Kiemengefäßen gespeisten, sehr komplizierten und blutreichen Kiemenblättern, welche inzwischen an

den Kiemenbogen entstanden sind, vorbeipassieren. Dabei wird die im Blute enthaltene Kohlensäure an das Atemwasser abgegeben und dafür Sauerstoff aus demselben aufgenommen.

Bei den Fischen und den perennibranchiaten Amphibien bestehen zeitlebens Kiemen, bei letzteren sogar neben den Lungen. Man muß äußere oder Hautkiemen von inneren Kiemen unterscheiden. Beide finden wir einander ablösend bei jeder Froschlarve. Auf den dorsalen Enden der drei vorderen Kiemenbogen entsteht nämlich (Fig. 52 C) vor Eröffnung der Kiemenspalten zuerst je eine von dem Epidermisblatt bedeckte Mesenchympapille. In diese entsendet die venöses Blut führende Kiemenarterie eine kleine Gefäßschlinge. Die Kiemenpapillen wachsen zu verzweigten gefäßhaltigen Büscheln aus und vermitteln als „äußere“ oder Hautkiemen die Respiration (Fig. 107). Doch werden sie nach kurzem Bestande von einer Hautduplikatur (dem Kiemendeckel oder dem Operculum), welche von dem zweiten Visceralbogen aus nach

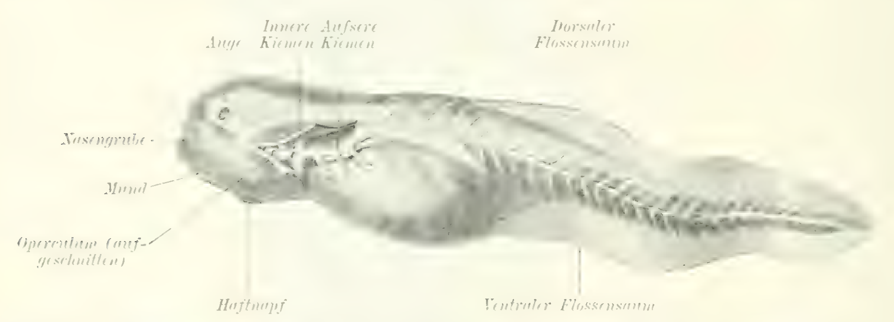


Fig. 107. Froschlarve nach den Modellen von F. Ziegler, etwas verändert. Vergr. ca. 22 : 1.

hinten wächst, bedeckt und verkümmern. Inzwischen bilden sich innere Kiemen in Form von zwei Reihen kleiner gefäßhaltiger Kiemenbüschel, welche sich an den Kiemenbogen entwickeln und die Funktion der äußeren Kiemen übernehmen. Kurze Zeit bestehen beide Kiemenformen nebeneinander (Fig. 107). Geben nun die Larven ihr Wasserleben auf und gehen ans Land, so schwinden auch die inneren Kiemen, und die inzwischen entstandene Lunge dient nun zur Atmung.

Bei den Embryonen der Amnioten werden keine Kiemen mehr gebildet, sondern nur die Anlage des Kiemenapparates, die Kiemenbogen und Kiemenfurchen.

Der erste Visceralbogen oder Kieferbogen bildet die Grundlage des Gesichtes, den Ober- und Unterkiefer. Aus dem zweiten oder Zungenbeinbogen geht ein Teil, aus dem dritten noch ein weiterer Teil des Zungenbeinapparates hervor.

Die übrigen Branchial- oder Kiemenbogen im engeren Sinne werden bei den Amnioten wieder zurückgebildet. Ebenso werden die Kiemenspalten, soweit sie bei Amnioten überhaupt durchbrechen, wieder geschlossen.

Nur von der ersten, für die Entwicklung des Gehörorganes wichtigen äußeren Kiemenfurche bleibt die mittlere durch Erhebung ihrer Ränder vertiefte Stelle, die Anlage des äußeren Gehörgangs, zurück und wird von dem höckerartig verdickten Vorderrande des zweiten Bogens und einer zur Anlage der Ohrmuschel dienenden Falte überwachsen, während die innere Furche in die Paukenhöhle und deren Tube umgewandelt wird.

Die kräftig sich entwickelnden beiden ersten Bogen verdecken und überwachsen die hinter ihnen gelegenen abortiven Bogen sehr bald von außen her und in kaudaler Richtung. Dadurch wird die Länge des von sämtlichen Bogen umspannten Mundrachenraumes bei älteren Embryonen relativ kürzer als bei jüngeren (vergl. Fig. 104 u. 105). Infolge dieses ungleichen Wachstums bildet sich am kaudalen Rande des Zungenbeinbogens eine Vertiefung, die Halsbucht oder der Sinus cervicalis. In dessen Grund liegt der abortive dritte und vierte von außen kaum mehr sichtbare Kiemenbogen. Dorsal wird die Halsbucht vorübergehend durch eine wechselnd deutliche Leiste, die Retrobranchialleiste, begrenzt (Fig. 105). Am kaudalen Rande des Zungenbeinbogens sproßt ein dem Kiemendeckel oder dem Operculum der Fische entsprechender Fortsatz nach hinten und außen und schließt, mit der Leibeswand verwachsend, die Halsbucht nach außen ab. Diese ist somit dem unter dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien gelegenen und die eigentlichen Kiemenbogen bergenden Raume gleichwertig. Ein hinter derselben mit dorsal gerichteter Basis keilförmig einspringendes und das Herz von der gesamten Kiemenregion trennendes Feld, das Halsdreieck, spielt bei der Verlängerung des Halses eine wesentliche Rolle.

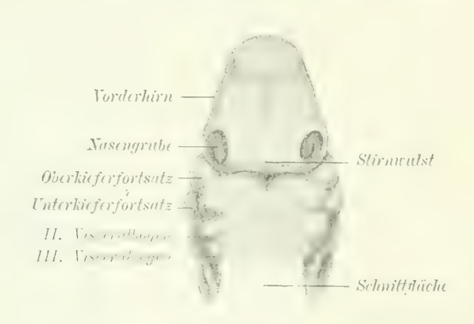


Fig. 108. Kopf eines menschlichen Embryos mit 37 Urwirbelpaaren, Ende der 4. Woche. Nach C. Rabl. Vergr. ca. 6 : 1.

Ob und wieviel Visceral- oder Kiemenfurchen auch bei den Amnioten durchbrechen, ist, da es sich nur um einen rudimentär gewordenen und in physiologischer Hinsicht für den Embryo ganz gleichgültigen Vorgang handelt, eine nebensächliche Frage. Daß die Furchen nicht nur durchbrechen, sondern daß die so entstandenen Spalten auch bestehen bleiben können, wird bewiesen durch die als Hemmungsbildungen zeitlebens bestehenden „Halskiemenfisteln". Sie entstehen durch teilweises Offenbleiben der Halsbucht, von der aus man entweder in einen engen, wechselnd langen, blinden Kanal, eine stehengebliebene Kiemenfurche oder in einen mit Schleimhaut ausgekleideten, in den Rachen führenden Gang gelangen kann (stehengebliebene Kiemenspalte und zwar meist die zweite).

Gleichzeitig mit der deutlichen Modellierung der Kiemenbogen bemerkt man eine leistenförmige Verdickung des unter dem Vorderhirn-

bläschen gelegenen Mesoblasts in Gestalt des Stirnnasenfortsatzes oder des Stirnwulstes. Er bildet einen Teil des oberen Randes einer weitklaffenden Querspalte, der Mundbucht, die im übrigen von dem Kieferbogen jeder Seite begrenzt wird.

Die beiden Kieferbogen gabeln sich nämlich in einen Ober- und Unterkieferfortsatz (siehe Fig. 109). Die Unterkieferfortsätze wachsen spangenartig aus und verbinden sich miteinander zum Unterkieferbogen. Gleichzeitig aber sproßt an ihrem oberen Rande der Oberkieferfortsatz hervor, ohne jedoch seinen Gespan von der anderen Seite zu erreichen, denn zwischen beiden schiebt sich von oben her der Stirnnasenfortsatz oder Stirnwulst wie eine Schaufel ein.

Damit ist die Mundbucht allseitig begrenzt worden und nimmt nun parallel der Erhebung ihrer Ränder an Tiefe zu, während sie zugleich

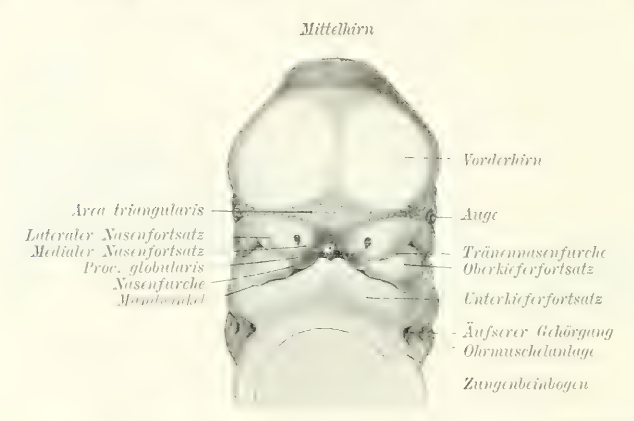


Fig. 109. Kopf eines 30—31 Tage alten menschlichen Embryos von 11,3 mm Nackensteißlänge. Nach C. Rabl. Vergr. ca. 6 : 1.

im queren Durchmesser sich vergrößert. Ihr Eingang ist die um diese Zeit unverhältnismäßig breite Mundspalte.

Der Boden der anfänglich seichten Mundbucht oder, wie sie bei weiterer blindsackförmiger Vertiefung heißt, der primitiven Mundhöhle bildet die Rachenhaut. Sie besteht aus zwei Epithellagen (Fig. 102), dem äußeren, später auch die primitive Mundhöhle auskleidenden, Epidermisblatt und der inneren, den Kopfdarm abschließenden Lage von Enteroderm.

Die erste Anlage der Rachenhaut findet sich bei Embryonen, welche der Keimblase oder dem Dotter noch flach aufliegen, in Gestalt einer kleinen, vor dem Kopfende gelegenen Stelle, in deren Bereich das Epidermisblatt dem Enteroderm direkt aufliegt, ohne daß sich zwischen beide Mesoblast einschiebt. Diese epitheliale Doppellamelle ist der kleine vorderste Rest, welcher (z. B. bei Hundeembryonen mit sieben Urwirbelpaaren) nach Abfaltung des vordersten Chordaendes und nach

Bildung des Kopfmesoblasts von der Ergänzungsplatte übrigbleibt. Bei der Abgrenzung der Kopfanlage von der Keimblase kommt die Rachenhaut in den oberen Schenkel der vorderen Begrenzungsfalte und damit in die Gegend des späteren Gesichtes zu liegen, während gleichzeitig das mit ihrem oberen Rande in Verbindung gebliebene Chordaende mehr oder minder hackenförmig umgebogen wird. Je mehr sich die Ränder der inzwischen gebildeten Mundspalte verdicken, um so tiefer stülpt sich scheinbar die Rachenhaut ein. Tatsächlich aber erhöhen sich nur ihre Ränder, während sie selbst ihre Lage nicht ändert.

Erst nach dem Durchbruch der Rachenhaut öffnet sich die Kopf-

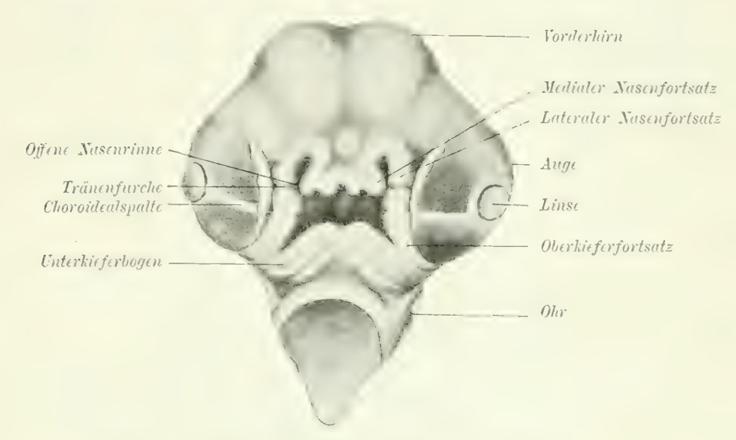


Fig. 110. Kopf eines Dohlenembryos. Vergr. ca. 7 : 1.

darmhöhle durch die primitive Mundhöhle nach außen (Hundeembryonen von 6 mm Länge, Schafembryonen vom 13. Tage mit 18—20 Urwirbelpaaren, Hühnchen im Verlaufe des 4. Tages, menschliche Embryonen von 3 mm Länge).

Der Ansatz der Rachenhaut besteht nach deren Eröffnung und Rückbildung noch einige Zeit als quere, über die Schädelbasis verlaufende Epithelleiste, als Rachenhautrest, mit welchem das vordere Chordaende noch einige Zeit in Verbindung bleibt (Fig. 300). Nach Schwund des Rachenhautrestes gehen die Wände der primitiven Mundhöhle unmittelbar in die des Rachens über.

Unterkieferbogen, Oberkieferfortsätze und Hirnwulst bilden nicht nur die Grundlage für die knorpeligen und knöchernen Teile des Gesichtsskeletes, sondern auch für die Weichteile des Gesichtes: die Backen, Lippen und häutigen Teile der Nase.

8. Die Anlage des Riechorgans.

Die erste Anlage des Riechorganes findet sich in Form von paarigen rundlichen, flachen Verdickungen des Epidermisblattes. Das sind die Riechplatten oder Riechfelder.

Je nachdem die Anlage des Riechorgans paarig bleibt oder zu einer unpaaren Anlage zusammenfließt, unterscheidet man paarnasige oder amphirhine und unpaarnasige oder monorhine Wirbeltiere. Zu den letzteren gehören die Rundmäuler und Schleimfische, zu den ersteren die übrigen Wirbeltiere. Bei Amphioxus ist ein Riechorgan bis jetzt mit Sicherheit nicht nachgewiesen.

Durch die schlanke Prismenform ihrer Zellen und deren nachträgliche Schichtung grenzen sich die Riechplatten immer schärfer von ihrer Umgebung ab. Sie entstehen bei den Amnioten nach vorn von den primären Augenblasen zu beiden Seiten des Vorderkopfes und rücken von da allmählich auf die ventrale Seite des Vorderhirnes, ohne jedoch den oberen Mundrand zu erreichen.

Ihre erste Anlage finde ich bei Schafembryonen von 18—19 Tagen mit 22 bis 28 Urwirbelpaaren und bei Hundeembryonen mit ebensoviel Urwirbeln von etwa 6 mm Länge. Bei menschlichen Embryonen wurde das Auftreten der Riechplatten zu Anfang der dritten Woche beobachtet.

Das Epithel der Riechplatten sondert sich später in die Riech- und Stützzellen der Regio olfactoria, in das Epithel der Regio respiratoria und in die Drüsen der Nasenhöhle (siehe Entwicklung des Riechorganes).

Eine Reihe an und für sich sehr einfacher Vorgänge führt zu immer weiteren Komplikationen dieser einfachen Anlage und gleichzeitig zu wesentlich verbesserten Leistungen des Riechorganes.

Zunächst erheben sich um die Riechplatten durch Mesoblastverdickungen bedingte wallartige Ränder und wandeln so die Riechplatten zu Riechgruben und bei noch weiterer Vertiefung in die Riechsäcke um. Doch ist festzuhalten, daß der Boden der Riechgruben oder -säcke seine Lage nahe der Hirnbasis nicht ändert. Lediglich durch Verdickung ihres Mesoblastrandes scheinen sich die Riechgruben tiefer einzusenken.

An der medialen Wand der Riechgruben bemerkt man sehr früh eine kleine Vertiefung, die erste Anlage des späteren, bei manchen Tieren wohl entwickelten, beim Menschen aber abortiven Jacobsonschen Organes oder des Organon vomeronasale (Fig. 111).

In dieser einfachen Grubenform besteht das Geruchsorgan bei Schmelzschuppern und Knochenfischen. Ein weiterer Fortschritt besteht darin, daß durch Verwachsung der obengenannten Fortsätze eine Röhre entsteht, die mit je einem auf der Haut gelegenen Nasenloch beginnt. Diese kurzen Nasenröhrchen können nun von dem die Riechstoffe enthaltenden Medium durchströmt werden. Die Oberfläche des Geruchsorganes kann aber auch durch Faltenbildung vergrößert werden. So führen bei den Haien von den mit vielen Parallelfurchen ausgestatteten Riechgruben tiefe Rinnen an der Unterfläche der Schnauze zum vorderen Mundrande.

Bei den Dipneusten, Amphibien und Sauropsiden hinwiederum verlängern sich die tiefen Riechsäcke zu der durch den oberen Mund-

rand bis zur Decke der primitiven Mundhöhle verlaufenden Nasengaumenrinne.

Der Stirnwulst bildet nämlich unter Wucherung seines Mesenchyms jederseits um das Nasenloch einen bogenförmigen Wulst mit einem äußeren Schenkel, dem lateralen, und einem inneren, dem medialen Nasenfortsatz (Fig. 110). Zwischen beiden medialen Nasenfortsätzen liegt der unpaare mittlere Rest des Stirnfortsatzes als mittlerer Nasenfortsatz. Durch weitere wulstartige Erhebung der äußeren und inneren Nasenfortsätze vertiefen sich die Riechgruben und die Nasenrinne. In sie läuft vom Auge her seitlich die zwischen äußerem Nasen- und Oberkieferfortsatz gelegene Tränenfurche aus. Endlich verschmelzen (am vierten bis sechsten Tage der Bebrütung beim Hühnchen) der äußere und innere Nasenfortsatz und der zugehörige Oberkieferfortsatz mit ihren Enden und bilden dadurch jederseits einen Kanal,

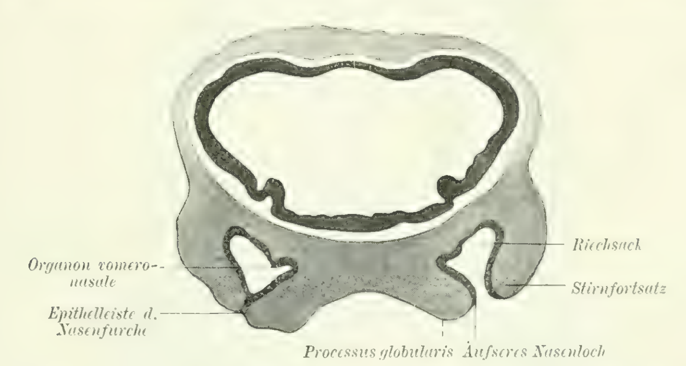


Fig. 111. Frontalschnitt durch die Anlage des Geruchsorganes von einem Schafembryo vom 20. Tage und 1,5 cm Länge. Der Schnitt fällt rechts durch das Nasenloch und die Riechgrube, links durch die Epithelleiste der geschlossenen Nasenfurche.

der durch das äußere Nasenloch auf der Gesichtsseite, durch die primitive Choane, aber dicht hinter dem Mundrande im Dache der primitiven Mundhöhle sich schlitzförmig öffnet.

Damit ist das Geruchsorgan in nächste Beziehung zu dem Atmungsorgane gebracht. Das riechende Medium kann nun die Nasenlöcher, die Riechgruben und den Riechkanal durchströmen und kommt dabei in innigere und längere Berührung mit den Enden des Riechnerven.

Dasselbe Ziel wird bei den Säugetieren und dem Menschen auf etwas andere Art erreicht. Bei diesen besteht keine offene Nasengaumenrinne. An ihrer Stelle findet man, am deutlichsten beim Hunde und Menschen, nur eine mitunter bei Flächenansicht kaum sichtbare Furche zwischen dem als Processus globularis bezeichneten unteren Teile des inneren Nasenfortsatzes, dem äußeren Nasenfortsatze und dem Oberkieferfortsatze. Querschnitte zeigen aber, daß im Bereiche

dieser seichten Furche auch bei den Säugetieren eine epitheliale Doppellamelle das Epidermisblatt mit der Epitheltapete der Riechgruben verbindet (Fig. 111).

Nun vertiefen sich die Riechsäcke derart, daß sie schließlich unter Verdrängung des Mesenchyms mit ihrer Epithelwand der Epitheldecke der primitiven Mundhöhle blindsackartig aufliegen. Eine durch das Nasenloch eingeführte feine Sonde würde also nicht, wie beim Hühnchen, nach Schluß der Nasenrinne durch die hintere Öffnung des Nasenkanals, d. h. durch die primitive Choane, in die primitive Mund-

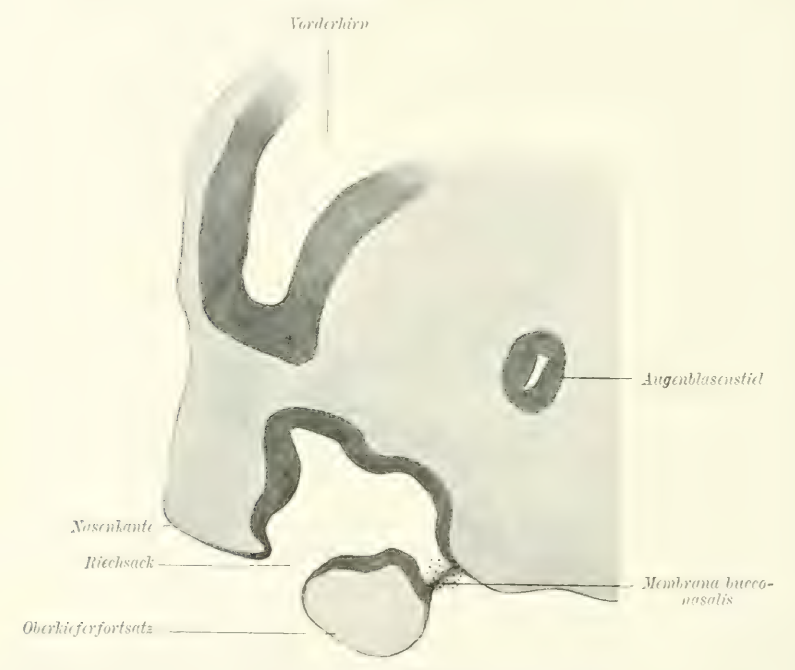


Fig. 112. Sagittalschnitt durch die Riechgrube und Membrana bucconasalis von einem 1,6 cm langen Schweineembryo.

höhle gelangen, sondern an dem epithelialen Grunde der Riechsäcke anstoßen (Fig. 112), denn die primitiven Choanen bestehen noch nicht.

Die auf Figur 111 im Querschnitte deutliche Epithelleiste wird nun von beiden Seiten her von Mesenchym durchwachsen und damit die Epitheltapete der Riechsäcke vollkommen von dem Epidermisblatt getrennt. Nur das hintere Ende der Epithelleiste bleibt mit dem Dache der primitiven Mundhöhle, ohne daß sich Mesenchym zwischen beide einschiebt, in Berührung und wird zu einer dünnen epithelialen Doppellamelle der Membrana bucconasalis ausgedehnt (Fig. 112 u. 113). Sie reißt schließlich ein. Die beiderseits durch den Riß entstandenen Verbindungsöffnungen zwischen den Nasensäcken und der

primitiven Mundhöhle dicht hinter dem Zwischenkiefer sind die primitiven Choanen der Säugetiere und des Menschen.

Betrachtet man das Dach der primitiven Mundhöhle nach Entfernung des Unterkiefers von innen, so sieht man die primitiven Choanen als zuerst rundliche, bald aber als länglich schlitzförmige Öffnungen hinter der Anlage der Oberlippe. Eine von dem mittleren Nasenfortsatz gebildete Substanzbrücke, das spätere Nasenseptum oder der primitive Gaumen, trennt sie.

Da der mittlere Nasenfortsatz schmal bleibt, liegen die äußeren Nasenlöcher nun relativ viel näher aneinander als früher. An dem unteren Teil oder der Pars infranasalis des mittleren Nasenfortsatzes

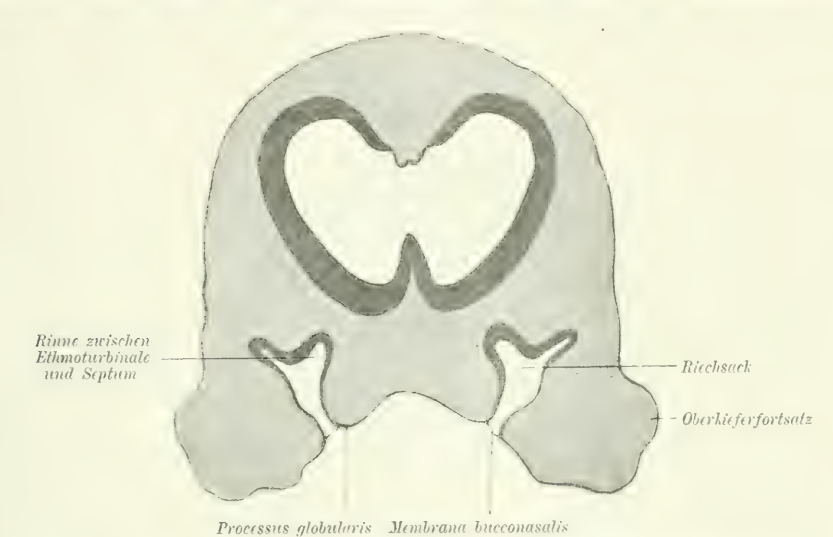


Fig. 113. Frontalschnitt durch die Riechgrube eines 1,5 cm langen Schweineembryos.

bemerkt man eine flache Furche, die Area infranasalis. Sie läuft stirnwärts in ein dreieckiges Feld, die Fossa triangularis, nach unten aber in die Mundspalte aus (Fig. 109).

Der mittlere Nasenfortsatz liefert das Material zur Bildung der Nasenscheidewand, des primitiven Gaumens, des mittleren Teiles der Oberlippe und des Zwischenkiefers. Aus den lateralen Nasenfortsätzen entstehen die seitlichen Wände der Nase und die Nasenflügel oder Nüstern.

Erst die Entwicklung des sekundären Gaumens führt durch Angliederung eines Teiles der primitiven Mundhöhle an die primitive Nasenhöhle zur Bildung der sekundären oder bleibenden Nasenhöhle mit den sekundären Choanen und zur Bildung der sekundären Mundhöhle.

Während die primitiven Choanen und das Dach der primitiven Mundhöhle sich verlängern, entsteht nämlich an der Innenseite der an Länge und Höhe ebenfalls zunehmenden Oberkiefer (beim Menschen zwischen sechster und siebenter Woche) jederseits eine Längsleiste, die sekundäre Gaumenleiste oder der Gaumenfortsatz. Die Gaumenleisten reichen jederseits vom Ende der Zwischenkieferanlage bis nahe an die hintere Schlundwand (Fig. 114).

Vorn niedrig, nehmen sie nach hinten an Höhe zu und bilden vor der Stelle der Anlage der späteren Uvula eine einspringende Ecke, den Angulus uvulae. Von hier ab verjüngen sie sich wieder rachenwärts. Ihre ursprünglich unteren freien Ränder wachsen sich dann (beim menschlichen Embryo in der neunten bis zehnten Woche) in horizontaler Richtung entgegen und verschließen die zeitweise zwischen

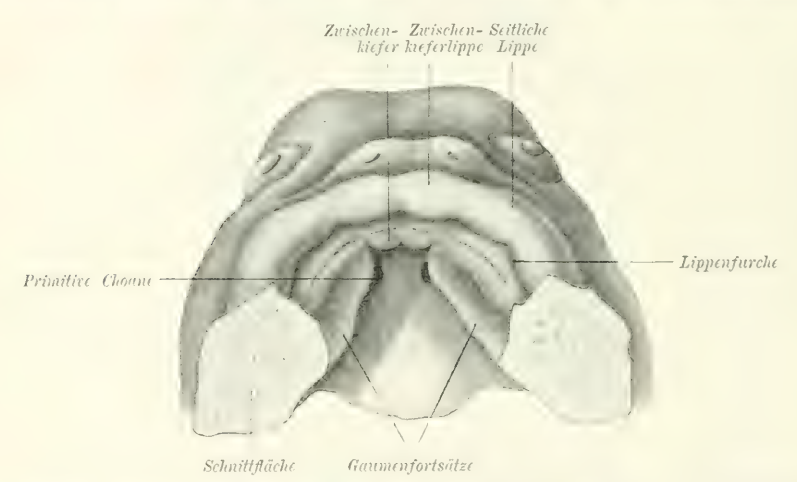


Fig. 114. Kopf eines menschlichen Embryos aus der 7. Woche, nach His. Die Unterkieferanlage und Zunge ist entfernt: man sieht durch die primitive Gaumenspalte zwischen den Gaumenfortsätzen in die primitive Nasenhöhle und auf die primitiven Choanen.

ihren Kanten bestehende und vorübergehend von der inzwischen entstandenen Zunge eingenommene Spalte, die sekundäre Gaumenspalte (Fig. 115 *A*). Die beschriebenen Vorgänge vollziehen sich in prinzipiell gleicher Weise bei allen Amnioten. Doch zeigt der Verschluß der sekundären Gaumenspalte Differenzen, sofern derselbe in sehr wechselnder Ausdehnung Platz greift. Bei den Säugetieren ist die Verwachsung des Gaumens mit Ausschluß der Plicae palatopharyngeae eine vollkommene mit Bildung einer deutlichen Raphe durch Epithelverklebung und mit nachträglicher Verwachsung der bindegewebigen Grundlage der Gaumenleisten (Fig. 115 *B*. (Sie ist beim menschlichen Embryo in der zehnten bis zwölften Woche vollendet.)

Als Reste der epithelialen Verschmelzung können Epithelperlen im Gebiete der Verwachsungsnaht noch kürzere oder längere Zeit bestehen.

Eine andere Darstellung, nach welcher die Gaumenleisten zuerst senkrecht stehen und erst nach dem Zurückweichen der Zunge horizontal umklappen und sich dann vereinigen sollen, hat sich als Irrtum erwiesen.

Die Verwachsung beginnt zuerst in einiger Entfernung von dem Zwischenkiefer. Von da an setzen sich die Gaumenleisten in zwei vom vordersten Teile des Oberkiefers aus wachsende Platten fort, welche den Zwischenkiefer unterlagern. Dieser vereinigt sich mit den Gaumenplatten durch Epithelverlötung. Dann schiebt sich wieder Bindegewebe von beiden Seiten her in die Epithelnaht unter Aussparung eines jederseits nahe der Mittellinie schräg nach innen und unten zur Mundhöhle ziehenden Epithelstranges vor und vervollständigt die Verwachsung. Diese Epithelstränge kanalisieren sich später und bilden als *Nasengaumengänge* entweder vorübergehend oder dauernd eine Verbindung zwischen Nasen- und Mundhöhle.

Zwischen ihnen entsteht aus dem Materiale des Zwischenkieferfortsatzes die an Größe und Form nach der Tierordnung wechselnde *Papilla incisiva*, auf welcher die Mündungen der Nasengaumengänge bei einigen Tieren erhalten bleiben, bei anderen sich schließen.

Durch die auch nach hinten ebenso fortschreitende Verwachsung der Gaumenplatten werden die primären Choanen von der Mundhöhle aus unsichtbar. Eine nach beendeter Verwachsung durch die Nasenlöcher eingeführte feine Borste würde nun über dem hinteren Rande des bleibenden Gaumens durch die *sekundären* oder *bleibenden* Choanen — die mit den primitiven Choanen nicht das mindeste zu tun haben — in die Rachenhöhle gelangen.

Die nach hinten unvereinigten Ausläufer der Gaumenleisten im Gebiete des Rachens bilden die *Arcus palatopharyngei*.

Später scheidet sich der bleibende Gaumen in einen vorderen Abschnitt, dessen Knorpelgerüst verknöchert und zum *harten Gaumen* wird, und in einen hinteren häutig muskulösen Teil, den *weichen Gaumen*.

Durch Verschmelzung paariger Anlagen entsteht auch die beim Menschen den freien Rand des Gaumensegels überragende, bei den Säugetieren meist vollkommen in diesem eingeschlossene *Uvula*.

Der bleibende Gaumen besteht also (siehe Fig. 114) aus einem vorderen intermaxillaren Teil, d. h. den verschmolzenen Enden der medialen Nasen- und der Oberkieferfortsätze; hinter diesem aus dem Zwischenkieferteil des Septum narium und endlich zum größten Teile aus den von den Oberkieferfortsätzen gelieferten Gaumenleisten.

Die sekundäre Nasenhöhle besteht demnach nicht nur aus der primären Nasenhöhle, sondern auch aus dem obersten, über den Gaumenleisten gelegenen und durch deren Verwachsung ihr angefügten Teil der primitiven Mundhöhle, dem Nasenrachengang oder Canalis nasopharyngeus.

Dieser reicht von den Nasengaumengängen bis zu den bleibenden Choanen und wird dorsal durch die inzwischen entstandene Kiefermuschel begrenzt. Er obliteriert zeitweise (beim Menschen vom dritten bis fünften Monat) ebenso wie die äußeren Nasenlöcher durch Epithelwucherung und erhält erst durch nachträgliches Auseinanderweichen der Epithelien wieder eine Lichtung.

Abgesehen von der Anfügung des Nasenrachenganges wird die Innenfläche der Nasenhöhle durch Bildung der Nasenmuscheln

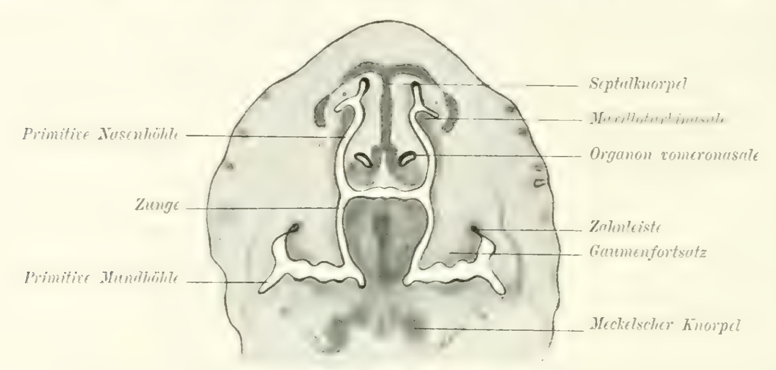


Fig. 115 *A*. Frontalschnitt durch die Schnauze eines Kaninchenembryos von 1,5 cm Scheitelsteißlänge. Vergr. ca. 12 : 1.

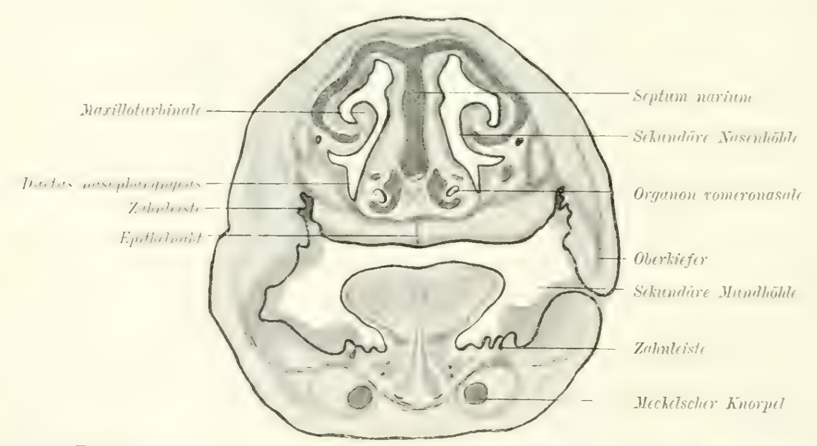


Fig. 115 *B*. Frontalschnitt durch die Schnauze eines Rindsembryos von 3,5 cm Scheitelsteißlänge. Vergr. ca. 12 : 1. Die knorpeligen Teile sind dunkel gehalten.

und der Nebenhöhlen der Nase beträchtlich vergrößert und dadurch das riechende Medium immer vollkommener ausgenützt. Auch scheidet sich in der Folge die Pars olfactoria von der Pars respiratoria. Durch die Ausstattung mit zahlreichen Nerven und Blutgefäßen funktioniert die Nasenschleimhaut nicht nur als Geruchsorgan, sondern auch als Vorraum des Atemapparates, in welchem die Luft auf ihre Eigenschaften geprüft, bis zu einem gewissen Grade gereinigt und vorgewärmt wird.

Die Muschelanlage erfolgt ziemlich früh durch Bildung zweier übereinander liegender Wülste an der lateralen Wand des vorderen Teiles des Riechsackes, deren konvexe Seiten in die Nasenhöhle vorspringen (Fig. 115 *A* u. *B*). Sie wachsen aber nicht in die Nasenhöhle hinein, sondern werden durch sich in die Wand der Nasenhöhle einsenkende Epithelstreifen gleichsam aus dieser herausmodelliert. Der untere Wulst ist die Anlage der Kiefermuschel oder des Maxilloturbinale. Die obere wird zur Nasenmuschel oder zu dem Nasoturbinale (siehe die Fig 116).

Beim Menschen scheint das Nasoturbinale überhaupt nicht angelegt zu werden. Ihm entspricht später nur die als Agger nasi bekannte kleine Faltenbildung vor dem ersten Ethmoturbinale.

Das Maxilloturbinale kann sich durch Einrollung oder Verästelung bedeutend komplizieren, bleibt aber beim Menschen rudimentär.

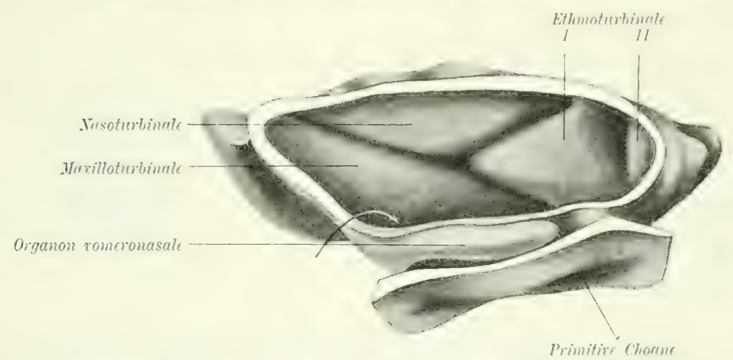


Fig. 116. **Linke Nasenhöhle eines Kaninchenembryos von 13,5 mm Scheitelsteißlänge von der lateralen Seite nach Wegnahme des oberen Teiles des Septum gesehen, nach Geberg-Peter. Der Pfeil kennzeichnet die Öffnung des Organon vomeronasale.**

Eine dritte Muschelanlage entsteht von der septalen Wand aus und schiebt sich allmählich an das Dach der Nasenhöhle verlagert mit der Spitze von hinten her zwischen Maxillo- und Nasoturbinale ein. Sie liefert die eigentlichen Riechwülste oder die Ethmoturbinalia (Fig. 116).

Bei menschlichen Embryonen von 30 mm Länge legt sich hinter dem Ethmoturbinale I ein zweites, die spätere Concha superior an. Unter dem zur Concha media auswachsenden Ethmoidale I entsteht eine Spalte. Sie führt in den unter der Muschel gelegenen Raum. Der vordere konvex vorspringende Rand der Muschel wird zum Processus uncinatus. Die unter der mittleren Muschel gelegenen Wülste heißen, da sie nicht frei in die Nasenhöhle hereinragen, Conchae obtectae.

Die mediale Wand der Nasenhöhle bildet in frühen Stadien geknickt einen lateralwärts offenen Winkel. Der dorsale Schenkel des Winkels stellt sich allmählich mehr horizontal und wird zum Dach

der Nasenhöhle, der vertikale bildet das Septum. Beide Schenkel trennen sich nachträglich. Aus dem dorsalen Schenkel entwickelt sich das Ethmoturbinale I.

Hinter dem Ethmoturbinale entwickeln sich mit dem Vorwachsen des hinteren Teiles der primären Nasenhöhle nach der Schädelbasis zu neue als Ethmoidalia III bezeichnete, an Zahl bei den Säugetieren wechselnde Wülste, deren Bedeutung noch unklar ist. Zwischen den verschiedenen Muschelbildungen modellieren sich die Nasengänge.

Die Nebenhöhlen der Nase, welche bei gewissen Tieren enorme Entfaltung erreichen können, entstehen als Ausbuchtungen der Nasenhöhle vor der Anlage der Knorpel und werden erst sekundär von diesen und dem Knochen umkapselt. Unter der mittleren Muschel stülpt sich ventral der Sinus maxillaris, dorsal der Sinus frontalis aus. Die Sinus sphenoidales sind von Knorpel umkapselte Teile der Nasenhöhle selbst.

Die Sinus maxillares werden, wie die Keilbeinhöhlen, in der Mitte des dritten Monates beim Menschen deutlich. Sie sind bei der Geburt etwa erbsengroß und nehmen erst nach Durchbruch des Ersatzgebisses an Geräumigkeit zu. Die Stirnhöhle bleibt bis zur Pubertät sehr klein.

Die Drüsen der Nasenschleimhaut entwickeln sich im dritten bis vierten Monat als solide Epithelzapfen und erlangen ihre volle Größe erst nach der Geburt. Die Drüsen des Sinus maxillaris legen sich als Schläuche an.

Das Organon vomeronasale (Jacobsonsches Organ) entsteht entweder als gruben- oder rinnenförmige (Mensch) Epitheleinstülpung an der lateralen Seite des Septums in dem prämaxillaren Teil des mittleren Nasenfortsatzes. Das ausgebildete Organ ist im Verhältnis zur Größe seiner Anlage sehr kümmerlich. Beim menschlichen Embryo von acht Wochen ist das Organ ein bilateral symmetrisch im Septum gelegener kleiner blinder Schlauch und erreicht bei Embryonen der 20. Fötalwoche die Höhe seiner Ausbildung. Von da ab beginnt seine Rückbildung.

Die Entwicklung der Nasenknorpel (Fig. 115 *B*) erfolgt in den Schleimhautwülsten selbst an Ort und Stelle. Bis zum Ende des zweiten Monats bestehen die Wände der Nasenhöhle, abgesehen von deren Epitheltapete, aus lockerem embryonalen Bindegewebe. Erst in der siebenten bis achten Woche entsteht in der Gegend des Keilbeinkörpers Knorpelgewebe und breitet sich im Septum aus. An den Seitenwänden entsteht Knorpel in den einzelnen Muscheln. Ventral von der unteren Muschel in der Wand des unteren Nasenganges und am Gaumen wird dagegen kein Knorpel gebildet. So tritt allmählich an Stelle der häutigen Wand der Nasenhöhle deren Knorpelwand und Knorpelseptum.

Das Knorpelskelet der Nasenhöhle besteht schließlich aus dem knorpeligen Septum und aus den seitlichen mit ihm zusammenhängenden paarigen Platten, welche ihr Dach und ihre Seitenwände bilden. Eine Vereinigung der Seitenplatten mit der Mittelplatte besteht nur an dem späteren Dach der äußeren Nase.

Durch das hinter diesem befindliche Loch wachsen die Olfactoriusfasern in die Schädelhöhle und in den Bulbus olfactorius ein. Es wird durch immer zahlreichere Knorpelstäbe allmählich in die knorpelige Siebbeinplatte umgewandelt.

Auch um das Organon vomeronasale bildet sich eine Knorpelhülle (Fig. 115 *B*). Seine Mündung liegt beim Kaninchen und Menschen am Boden der Nasenhöhle. Bei Wiederkäuern und Fleischfressern wird sie dagegen in die Ductus nasopalatini während der Entwicklung des



Fig. 117 *A*. Kopf eines 6 Wochen alten menschlichen Embryos von 15 mm Länge, nach G. Retzius. Vergr. ca. 3 : 1.



Fig. 117 *B*. Kopf eines menschlichen Embryos von 1,9 cm Scheitelsteißlänge. Vergr. ca. 3 : 1.

Gaumens einbezogen und liegt dann in den die Canales incisivi passierenden Stensonschen Gängen.

Im Gegensatze zur Schnauze der Säugetiere entwickeln der Mensch und die Nasenaffen die als äußere Nase bekannte Bildung.

Dem Embryo (Fig. 109) fehlt noch jede Andeutung einer äußeren Nase. Erst durch Verwischung der medialen Ränder der Processus globulares zur Bildung der Oberlippe entsteht eine einheitliche Erhebung des Gesichtsteiles, welcher die engen und frontalgestellten Nasenlöcher trägt.

Die Anlage der äußeren Nase wird durch eine Bindegewebswucherung, welche die Nasenkante hervorruft, schärfer begrenzt. Nun unterscheidet man den obersten Teil des mittleren Nasenfortsatzes als Area triangularis, aus welchem der Nasenrücken gebildet wird, und die zwischen den Processus globulares gelegene eingeengte Pars infranasalis, den zwischen den Nasenlöchern gelegenen Teil des Septums. Die Nasenflügel entstehen aus den lateralen Stirnfortsätzen (Fig. 117 u. 118).

Diese kurze und plumpe Anlage wird nun in die für die einzelnen Spezies typischen Schnäbel, Schnauzen, Rüssel oder Nasen umgewandelt. Im allgemeinen verlängert sich dabei der gegen die Stirne sattelförmig abgesetzte Nasenrücken, wenig beim Menschen, stärker und oft sehr beträchtlich bei den Tieren.

Die vordere abgeflachte und sehr verschieden gestaltete Schnauzenfläche trägt bei den Säugern zeitlebens mehr oder weniger frontal stehende Nasenlöcher von sehr wechselnder Form und Größe.

Bei dem Menschen und den Nasenaffen klappt diese Fläche später nach unten. Dadurch werden die Nasenlöcher (beim Menschen zwischen siebenten und achten Monat) aus der frontalen in eine mehr horizontale



Fig. 118. Kopf eines 9 Wochen alten menschlichen Embryos von 42,5 mm Länge, nach G. Retzius. Vergr. ca. 3 : 1.

Stellung gebracht. So entsteht die kurze, breite Stumpfnase der Neugeborenen. Erst mit allmählicher Höhenzunahme des Gesichtes gewinnt die Nase nach der Geburt an Länge, erreicht aber erst zur Zeit der Pubertät ihre endgültige Gestalt mit nach unten gerichteten Nasenlöchern.

Die Knorpel der äußeren Nase sind Reste der primitiven knorpeligen Nasenkapseln (siehe Knorpelcranium).

Gleichzeitig mit der Ausbildung der äußeren Nase vollzieht sich auch

9. Die Bildung des Mundes und der Lippen.

An der Innenfläche der mit den Oberkieferfortsätzen verwachsenen Processus globulares entsteht ebenso wie am Unterkiefer durch Epitheleinsenkung eine bogenförmige Rinne, die Lippenrinne. Sie trennt unter Zerfall ihres Epithels die Lippenanlagen von den hinter ihr

gelegenen Kieferrändern. Damit sind nicht nur gesonderte Lippen, sondern auch das Vestibulum oris angelegt (Fig. 114).

Das unpaare Mittelstück der Oberlippe wird durch die Pars infranasalis des mittleren Nasenfortsatzes gebildet. Ihre paarigen Seitenteile werden von den Processus globulares und einem Teil der Oberkieferfortsätze geliefert (Fig. 117 *A* u. *B*).

Die Unterlippe entsteht aus den vereinigten Unterkieferfortsätzen.

Die Anlage der primitiven Mundspalte ist anfänglich sehr breit. In ihrer oberen Grenzlinie bemerkt man, abgesehen von den in sie auslaufenden Nasenfurchen (Fig. 109 u. 117 *A*), auch noch eine doppelseitige, die Processus globulares von der Pars infranasalis trennende laterale und eine unpaare mediane Lippenkerbe. In dem Rande der Unterlippenanlage besteht nur eine mediane Unterkieferkerbe an der Verwachsungsstelle der Unterkieferhälften und unter ihr eine seichte Längsfurche. Ein eigentliches Kinn fehlt noch (Fig. 109 u. 120).

Nach Verwachsung der in den Lippen aufgehenden Fortsätze wird das Bild ein einheitlicheres, doch sind in ihm noch längere Zeit Andeutungen der verschiedenen Fortsätze deutlich (Fig. 117 u. 118).

Am längsten, mitunter zeitlebens (Hund, Bulldoggen), besteht die mediane Rinne zwischen den beiden Processus globulares.

Allmählich modelliert sich auch das anfänglich wenig auffällige Kinn als ein durch die nach oben offene Submentalfurche begrenzter rundlicher Höcker (Fig. 118). Die wulstförmigen Lippenränder sondern sich bei menschlichen Embryonen in eine Übergangs- und eine Schleimhautzone. Diese bildet ein breites, gleichsam nach außen vorgestülptes Schleimhautgebiet unter dem roten Lippensaum und geht direkt in die Epithelbekleidung der Mundhöhle über. Die beim Menschen im vierten Monate, aber nur in den Seitenpartien der Ober- und Unterlippe auf der Außenfläche der Schleimhautzone der Lippen häufig bemerkbaren Epithelwucherungen können durch leistenartige Epithelverdickungen mit den schon oben erwähnten epithelialen Wucherungen in den Nasenlöchern zusammenhängen (Fig. 118). Beide verschwinden gewöhnlich spurlos. Die Schleimhautzone der Lippen ist noch beim Neugeborenen von außen her deutlich sichtbar, verschwindet aber dann allmählich in der Mundspalte. Nur der Mensch besitzt rote Lippen.

In der Mitte der Oberlippe bildet sich jetzt an Stelle der früheren Kerbe das oft sehr stark vorspringende Tuberculum labii superioris. In dieser Zeit wird auch die als Philtrum beim Menschen bezeichnete seichte Rinne über der Oberlippe deutlich (Fig. 118).

Durch die Fertigstellung der Lippen wird die primitive Mundspalte zur definitiven Mundspalte und dabei, wenigstens bei dem Menschen, relativ wesentlich kleiner als jene war. Bei den Tieren dagegen bleibt auch die bleibende Mundspalte meist sehr breit.

Auch bei Schaf und Reh treten in den Mundwinkeln epitheliale Verklebungen auf, welche die Mundspalte zeitweilig bedeutend verkleinern, aber noch während der Embryonalzeit sich wieder lösen.

Die Lippen älterer Embryonen und des neugeborenen Menschen sind im Vergleiche zum Erwachsenen auffallend lang und stehen deshalb in Profilansicht wulstig hervor, eine Stellung, die zugleich mit ihrer Länge das Fassen der Milchwarze beim Saugen wesentlich erleichtert.

Erst mit der Ausbildung der Processus alveolares und nach dem Durchbruch der Zähne treten die nunmehr senkrecht stehenden Lippen in ihr bleibendes Größenverhältnis zu den Kiefern und Zähnen.

Durch die inzwischen erfolgte Entfaltung der Großhirnhemisphäre hat sich die Scheitelregion beträchtlich vergrößert und über der breiten eingezogenen Nasenwurzel stark gewölbt (Fig. 118 u. 119 *B*).

Eine Schilderung der Entwicklung des Gesichtes muß endlich noch erwähnen, daß inzwischen auch die Augenanlagen aus ihrer ursprünglich seitlichen Stellung am Kopfe namentlich bei Affen und Menschen mehr und mehr in eine frontale Ebene rücken.

Bei den übrigen Amnioten bleiben sie entweder zeitlebens in der ursprünglichen Seitenstellung (manche Reptilien, Vögel), oder sie verschieben sich bei den Säugern mehr oder minder nach vorn, ohne aber eine wirkliche Frontalstellung wie beim Menschen und den Affen zu erreichen.

Die Tränennasenfurche schließt sich durch Verwachsung ihrer Ränder. Ihre Epitheltapete wird als solider Strang in die Tiefe verlagert und später in den Tränennasengang, Ductus nasolacrymalis, umgewandelt.

Die ursprünglich lidlosen Augen werden in der Folge von den Lidern überlagert. Durch die Verwachsung der Lidwänder wird die Lidspalte geschlossen, und die embryonale Physiognomie erhält dadurch den Ausdruck des Schlafes.

Auf die speziellere Ausbildung der äußerst wechselnden Physiognomieen der Embryonen verschiedener Tiere kann hier nicht weiter eingegangen werden. Sie werden im allgemeinen beeinflußt durch das wechselnde Verhältnis des Hirnschädels zum Gesichtsschädel, die Umbildung der Grundlagen des Gesichts zu Schnauzen, Rüsseln oder Schnäbeln usw., sowie durch die Stellung, Größe und Form der Augen, der Nasenlöcher und der Ohrmuscheln. Wer seine Mitmenschen aufmerksam betrachtet, der wird nicht selten auch in Gesichtern von Erwachsenen noch Anklänge an embryonale Verhältnisse finden.

Die komplizierte Bildungsgeschichte des Gesichtes erklärt die bei Menschen und namentlich bei den Haussäugetieren durchaus nicht seltenen Mißbildungen, bei denen es sich fast ausnahmslos um Hemmungsbildungen durch Offenbleiben von Spalten, die sich normalerweise schließen sollten, oder um behinderte Ausbildung der Ober- und Unterkieferfortsätze und des Stirnnasenfortsatzes handelt. Je nachdem die Spaltbildungen nur die Weichteile betreffen oder auch die knöcherne Grundlage des Gesichtes, veranlassen sie die verschiedenen Grade der medianen

oder seitlichen Lippen- und Kieferspalten an der Stelle der Verbindung des Oberkiefers mit dem Zwischenkiefer oder zwischen den beiden inneren Nasenfortsätzen. Offenbleiben der Tränenfurche führt zur ein- oder doppelseitigen schiefen Gesichtsspalte. Bei mangelhafter Verwachsung des Oberkieferfortsatzes mit dem Unterkieferbogen bleibt die Mundspalte abnorm groß (Makrostomie oder quere Gesichtsspalte), bei zu weitgehender Verwachsung beider wird dagegen die Mundöffnung abnorm klein (Mikrostomie) oder fehlt äußerlich gänzlich (Astomie). Behinderte Entwicklung der Kieferfortsätze führt zu einer mehr oder minder ausgesprochenen Defektbildung des Gesichtes (Aprosopie), die vielfach noch mit schiefen oder queren Gesichtsspalten gepaart sein kann.

Mangelhafte Vereinigung der Gaumenplatten endlich bedingt die nicht seltene Gaumenspalte. Sie wird entweder für sich oder gepaart mit anderen Difformitäten des Gesichtes beobachtet. Am seltensten ist das bisher nur bei Wiederkäuern, Schweinen und bei dem Menschen beobachtete mit Synotie verbundene Fehlen des Unterkiefers oder die Agnathie. Die von Schafen bekannte einseitige oder beiderseitige Verdoppelung des Unterkiefers, bei der am eigentlichen Unterkiefer noch eine kleine zahntragende Kieferhälfte sitzt, führe ich auf eine anomale Sprossung des Unterkieferfortsatzes zurück.

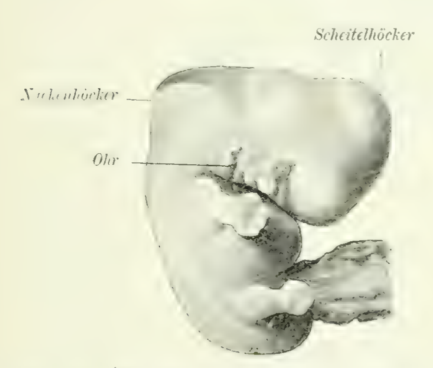


Fig. 119 *A*. Menschlicher Embryo von 5 Wochen von 1,3 cm Scheitelsteißlänge. Vergr. ca. 3 : 1.



Fig. 119 *B*. Embryo von 1,9 cm Länge, von 6 Wochen. Vergr. ca. 4 : 1.

10. Die Entwicklung des Halses.

Den Embryonen sämtlicher Wirbeltiere fehlt zunächst noch ein eigentlicher den Kopf mit dem Rumpfe stielartig verbindender Hals. Bei den Fischen bleibt der Kopf zeitlebens in breiter und unbeweglicher Verbindung mit dem Rumpf, und das in der Parietalhöhle liegende Herz mit den großen Gefäßstämmen behält die Lage bei, welche es bei den Amnioten nur in frühen Entwicklungszuständen vorübergehend einnimmt. Zwischen den Kiemenbogen gelegen, gibt es an diese die Kiemenarterien ab. Noch bei den Amphibien ist ein Hals kaum angedeutet, auch das Herz liegt noch dicht hinter dem Kopfe. Erst von den Amphibien an aufwärts bildet sich (da die

Parietalhöhle mit dem Herzen brustwärts verschoben wird) ein Hals von sehr wechselnder Länge zwischen Kopf und Rumpf.

In dem spangenartig zusammengekrümmten Embryonalstadium (Fig. 105 u. 119 A) markiert nicht etwa der „Nackenhöcker" vorübergehend die Grenze zwischen dem Kopfe und zukünftigen Halse, denn die ersten vier Urwirbelpaare werden nachträglich in das Hinterhauptsbein einbezogen. Die Grenze des Halses liegt vielmehr, wie später deutlich wird, weiter rumpfwärts.

Die Ausbildung der Halsanlage vollzieht sich vorzüglich durch die Rückbildung des dritten und vierten Kiemenbogens bei gleichzeitiger Verwachsung der Kiemenspalten mit Ausnahme der ersten sowie durch die Ausbildung der Halsorgane. Unter Beteiligung des Halsdreieckes und mit gleichzeitiger brustwärts gerichteter weiterer Verschiebung des Herzens richtet sich der Kopf allmählich wieder auf und erhält unter



Fig. 120. Menschlicher Embryo von 2,7 cm Scheitelsteißlänge von 8—9 Wochen. Vergr. ca. 2 : 1.

Ausbildung der ventralen Halswand auf Kosten der Brustwand dem Rumpfe gegenüber immer größere Selbständigkeit.

Das zeitweilige Zurückbleiben der Nackenregion im Wachstum gegenüber dem rasch sich vergrößernden Gesichtsteil erleichtert die Aufrichtung des Kopfes (Fig. 120).

11. Die Entwicklung des Kaudalendes und der Kloake.

In der Figur 72 *a* und 74 liegt im vorderen Ende der Urmundrinne dicht hinter deren Vorderlippe der Blastoporus. Seine Vorderlippe wandelt sich in den Endwulst um. Sie vermehrt nicht nur ihr Zellmaterial durch Zellteilung und vergrößert damit ihren Umfang, sondern sie nimmt auch in der Folge die angrenzenden Teile der Urmundrinne nach Verwachsung von deren Seitenlippen in sich auf. Der Endwulst erhält sich also, während sich sein vorderer Teil wie bei den Amphibien in Chorda, Neuralplatte und Material für die rechts und links von der

neugebildeten Chorda abgegliederten Urwirbel scheidet (Fig. 84, S_5), auf Kosten der Primitivrinne auch bei allen Amnioten, und bildet ein wichtiges Primitivorgan für das weitere Längenwachstum der embryonalen Achsenorgane.

Die Bildung der Neuralplatte geschieht durch horizontale Abspaltung der oberflächlichen prismatischen Zellen des Endwulstes von den zur Chordabildung bestimmten Zellmassen, deren seitliche Abgrenzung zur Bildung der Urwirbelplatten führt. Sie werden peripher durch eine senkrecht einspringende Kerbe von der Urogenitalplatte getrennt. Von dem unter ihr gelegenen Enteroderm bleibt die Chorda von Anfang an getrennt. Der Blastoporus verstreicht dauernd durch die Zunahme des Endwulstes bei den meisten Säugern, vielleicht mit Ausnahme des Menschen und bei manchen Vögeln.

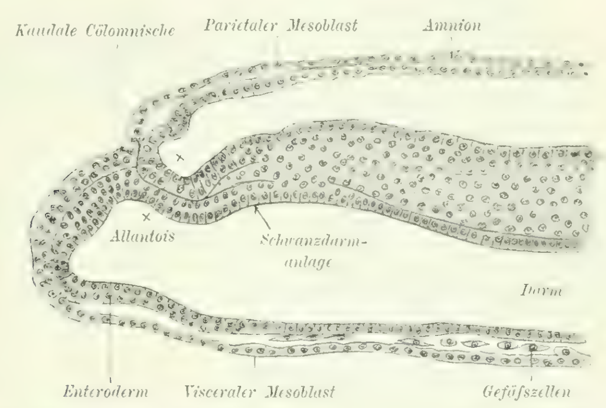


Fig. 121. Medianschnitt durch das Hinterende eines 16 Tage alten Schafembryos mit 5 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 200 : 1.

Im Gegensatze dazu können sich bei den meisten Sauropsiden, aber auch bei manchen Säugern die primitiven Verhältnisse erhalten. Der Blastoporus schwindet dann nicht durch Einbeziehung in den Endwulst, sondern bleibt bestehen und wechselt seinen Ort, indem er nach hinten „wandert“. Während er nämlich von vorn her durch Aneinanderlagerung seiner Ränder verwächst, öffnet er sich nach hinten weiter. So kommt es, daß in diesem Falle der Blastoporus zwar stets hinter dem Endwulst gelagert ist, daß aber beide auf Kosten der immer kürzer werdenden Urmundrinne immer weiter kaudalwärts rücken, bis schließlich die Urmundrinne nur noch als kurzes Überbleibsel der einst so auffallenden Bildung übrigbleibt (vergleiche die Fig. 72 *A* mit 78 *A*).

Bei Reptilien und Vögeln sieht man bei der Einbeziehung des sich schließenden Blastoporus und des vorderen Teiles der verwachsenen Seitenlappen der Urmundrinne in den Endwulst die noch mehr oder weniger deutliche paarige Anlage des hinteren Chordaendes (Schild-

kröten-, Enten- und Dohlenembryonen). Bei den von mir untersuchten Säugetieren habe ich nur ganz verwischte Spuren dieser bilateralen Verschmelzung des hinteren Chordaendes im Bereiche des Blastoporus gesehen, der einmal geschlossen meist dauernd verschwindet und nicht, wie bei den Sauropsiden, nach hinten wandert. Hier findet man auch im Endwulst keine Spur einer bilateralen Verwachsung mehr. Es sind eben alle Einzelvorgänge des ganzen Prozesses bis zur Unkenntlichkeit verwischt. Ausnahmsweise kann sich ein neuer Blastoporus im hinteren Gebiete der Urmundrinne bilden. Der dauernde Schwund des Blastoporus verhindert natürlich auch die Ausbildung eines Canalis neurentericus, für dessen Auftreten das Bestehenbleiben eines Blastoporus auch nach Schluß des Neuralrohres Vorbedingung ist.

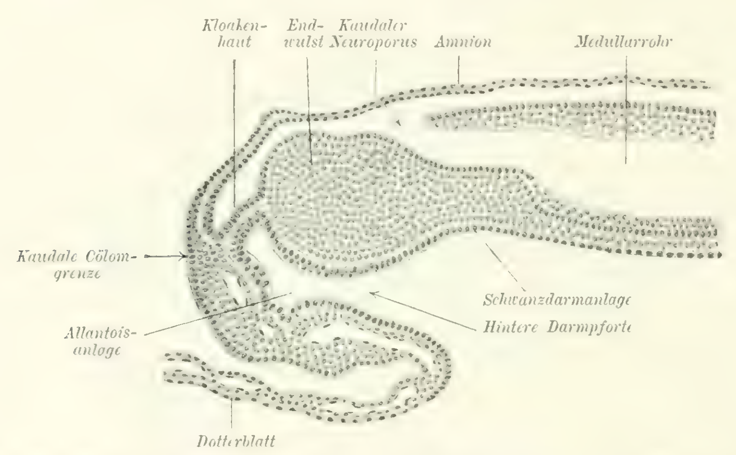


Fig. 122. Medianschnitt durch das Hinterende eines Hundeembryos von 18 Tagen 4 Stunden nach der ersten Begattung mit 16 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 100 : 1.

In der Folge wird der Endwulst zur Schwanzknospe und zum Schwanze, d. h. zur Fortsetzung der cölomlosen Rumpfachse (Chorda, Aorta, Neuralrohr, Urwirbel, Haut), in welche auch der Darm einen vergänglichen hohlen Fortsatz, den Schwanzdarm, hineintreibt. Ein solcher nach Länge und Zahl seiner Urwirbel und damit an Länge bei den Amnioten sehr wechselnder Schwanz wird in unverkennbarer Weise auch beim menschlichen Embryo angelegt (Fig. 106), bleibt aber klein und erhält sich nur als Rudiment (Steißbeinwirbel, -muskeln, -gefäße und -nerven), zwischen den Gesäßmuskeln verborgen, zeitlebens.

Die Schwanzanlage überwächst entweder das hintere Körperende des Embryos ventralwärts (Fig. 126) oder rollt sich wie bei gewissen Sauropsiden (Schlangen usw.) spiralig auf.

Bei dem 3 mm langen menschlichen Embryo ist die Schwanzknospe noch unsegmentiert und enthält den postanalen Darm. 4–6 mm lange Embryonen besitzen schon einen deutlichen Schwanz, und bei 9 mm langen Embryonen beträgt

der 2 mm lange Schwanz fast ein Viertel der Gesamtlänge des Embryos. Bei 9—12 mm langen Embryonen enthält der Schwanz mindestens 8 Kaudalsegmente.

Der Schwanz gliedert sich in den segmentierten Wirbelschwanz und in den wirbellosen bald im Wachstum zurückbleibenden Teil, den Schwanzfaden (Fig. 332 u. 334). Das Rückenmark reicht noch bis zur Basis des bindegewebigen Schwanzfadens. Bei Embryonen von 15 mm bildet der Schwanz nur noch einen äußerlich sichtbaren Kaudalhöcker (Fig. 120 u. 335). Die Wirbelsäule biegt sich ventral ein, und es entsteht über dem Kaudalhöcker der Steißhöcker (Fig. 120). Der Schwanzfaden wird nun, während der Wirbelschwanz in der Gesäßspalte verschwindet, ebenso wie die Bindegewebsreste, welche ihn an die Steißbeinspitze befestigen, das Ligamentum caudale, und der in ihm gelegene Rückenmarksrest langsam kopfwärts verschoben. Das in kranialer Richtung schwindende

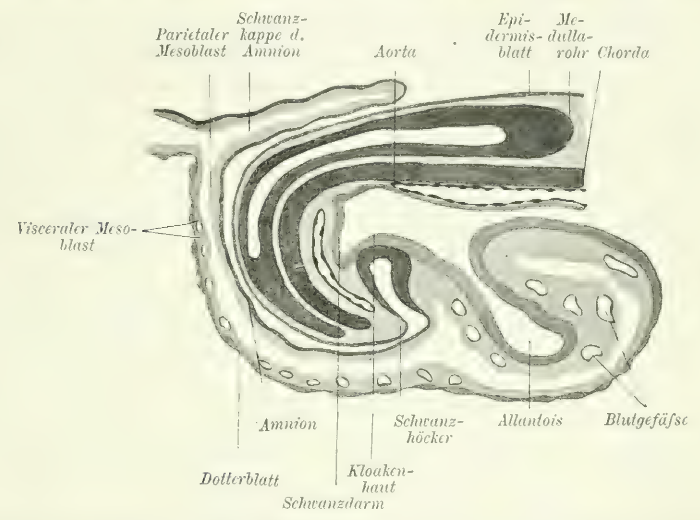


Fig. 123. Medianschnitt durch das Hinterende eines Dohlenembryos mit Schwanzklappe des Amnion und Extremitätenstummeln (halbschematisch).

Rückenmark bildet zunächst noch ein feines Röhrchen, das Filum terminale. Dieses verliert später seinen Zusammenhang mit dem Schwanze, und nur der kaudalste Rückenmarksrest kann an der Schwanzspitze als Endbläschen noch bestehen bleiben (Fig. 335).

Bei 25 cm langen Embryonen bestehen die vom Neugeborenen bekannten Verhältnisse. Der Schwanzfaden ist verschwunden, und an seiner Stelle stößt man in der Höhe des 2.—4. Steißwirbels und später noch höher gelegen auf eine wechselnd deutliche kleine Einziehung, die Foveola coccygea. Zwischen ihrem Boden und den Wirbeln findet sich ein cystenähnlicher Hohlraum, das Rückenmarksbläschen und das Ligamentum caudale, beides die letzten Reste des Schwanzfadens.

Es werden somit, da beim menschlichen Embryo 38—39 Wirbel angelegt und höchstens 34 ausgebildet werden, mindestens 4 Schwanzwirbel zurückgebildet. Dies deutet darauf hin, daß die Vorfahren des Menschen mehr Schwanzwirbel besessen haben, als im Steißbeine des jetztlebenden Menschen erhalten sind.

Die verwickelten Rückbildungsvorgänge am Medullarrohr, der Chorda, dem Canalis neurentericus und dem Schwanzdarm können zu Anomalien führen, welche für den Erwachsenen pathologische Bedeutung haben. Abgespaltene Chordareste

an der Steißbeinspitze und ein kleiner Knoten aus Chordazellen hinter der Steißbeinspitze bilden die Ursache der als „Chordome" bekannten Geschwülste. Weiter beobachtet man nicht selten mehrfache Verschmelzungen der beiden seitlichen Rückenmarkshälften, die den ursprünglich einheitlichen Zentralkanal in 2—3 Lichtungen — ich habe beim Hühnchen sogar 5 beobachtet — zerlegen. Damit ist die Möglichkeit pathologischer Cystenbildung gegeben. Abnormes Bestehenbleiben des kaudalen Medullarabschnittes kann ebenfalls zu Cystenbildungen dicht unter der Haut im Bereiche des Steißbeines führen. Die Reste des neurenterischen Kanals und Schwanzdarmes sind nicht voneinander abgrenzbar; sie können als Epithelinseln bestehen bleiben und zu Cysten usw. Veranlassung geben.

Auch bei den Säugetieren treten Schwanzfäden auf, und auch bei ihnen kommen die periphersten Wirbelanlagen nicht zur vollen Entwicklung, sondern verschmelzen miteinander.

Die Reduktion der Weichteile und der Schweifspitze kann aber auch noch weiter auf die Schweifwirbelsäule übergreifen und sich zu erblichen, mit Mißbildung der Schwanzwirbelsäule gepaarten (bei Pferden, Füchsen, Hunden und Katzen beobachteten) Stummelschwänzigkeit oder Schwanzlosigkeit steigern, die man irrigerweise bei Hunden und Katzen als eine Vererbung der durch Kupieren des Schwanzes bedingten Verstümmelung und als einen Beweis für Vererbung von Traumatismen, d. h. mechanischen Verstümmelungen, angesehen hat. Ich habe durch vergleichend anatomisch-embryologische Untersuchungen gezeigt, daß die „Stummelschwänze" mit Verletzungen der Schwänze der Eltern nichts zu tun haben. Beim Menschen kommen ausnahmsweise schwanzartige Anhänge vor, deren Bedeutung als „Schwanzrudiment" aber nur auf Grund anatomischer Zergliederung von den vielen am hinteren Leibesende beobachteten Anhängen unterschieden werden kann.

Die Bildung des Afters

vollzieht sich bei den Amnioten in ähnlicher, wenn auch weniger übersichtlicher Weise wie beim Frosch (S. 84) aus dem hinteren Teil der Urmundrinne.

Bei Embryonen vom Schafe und Kaninchen mit zwei Urwirbelpaaren verbindet ein dicht vor der kaudalen Umschlagstelle des Amnion



Fig. 124. Froschlarve mit Flossensaum und Extremitäten.

am Ende der Urmundrinne gelegener Epithelstrang als Rudiment des beim Frosche am hinteren Ende der Urmundrinne gelegenen Öffnung (Fig. 41 C) die Urmundrinne mit dem Enteroderm. Ähnliche Bildungen kennt man auch von Kaninchenembryonen desselben Stadiums. Nach sehr kurzem Bestand erleidet dieser Epithelstrang eine Kontinuitätstrennung in der Quere, und an seiner Stelle entsteht eine epitheliale Doppellamelle, die Kloakenhaut oder Aftermembran.

Bei anderen Säugern habe ich bis jetzt vergeblich nach einem solchen Strang gesucht. Aber auch bei ihnen entsteht sehr früh eine Kloakenhaut (Fig. 84, S_6, Fig. 121, zwischen ×—×, u. Fig. 122). Sie liegt ursprünglich an der dorsalen Fläche des Embryos hinter dem Endwulst und nach Umbildung des Endwulstes zur Schwanzknospe ventral von dieser. Während der ventralen Einrollung des hinteren Embryonalendes um eine Transversalachse kommt sie in die definitive Afterregion unter der Wurzel des inzwischen angelegten Schwanzes zu liegen (Fig. 123).

Gleichzeitig ist auch die letzte Spur der Urmundrinne verschwunden. Bleibt ein offener Blastoporus bestehen und wird, wie beim Frosche, der vordere Teil des Urmundes (Fig. 41) von den Medullarwülsten gedeckt, dann besteht auch bei den Amnioten ein Canalis neurentericus und hinter ihm und der Kloakenhaut ein blind endigender, in die Schweifanlage einspringender Schwanzdarm. Canalis neurentericus und Schwanzdarm werden aber bald in einen soliden Epithelstrang umgebildet, und beide verschwinden in der Regel nach kurzem Bestehen spurlos.

In der Umgebung der Kloakenhaut senkt sich das Epidermisblatt in Form einer kleinen medianen rinnenförmigen Grube, der After- oder Kloakenrinne oder -furche ein (Fig. 332). Der Durchbruch der Kloakenhaut erfolgt unter Lockerung ihrer beiden Epithelblätter verhältnismäßig spät, bei Hühnerembryonen zwischen dem 6.—7. Bebrütungstage, bei Schafembryonen von 27 Tagen und fast 2 cm Länge und bei Schweinembryonen von etwa derselben Länge. Bei einem 1,5 cm langen Katzenembryo war die Kloakenhaut noch nicht durchgebrochen.

Die weitere Bildung des Afters werden wir bei der Schilderung der Anlage der äußeren Geschlechts- oder Begattungsorgane verfolgen.

Mit der ventralen spangenartigen Einrollung des Embryonalkörpers kann sich eine namentlich bei Reptilien, weniger bei Vögeln und Säugern und am wenigsten beim Menschen, auffällige Spiraldrehung des Körpers um die Längsachse verbinden.

Die noch dünne Brustwand wird durch das große Herz, die noch durchscheinende Bauchwand durch die umfangreiche Leber stark hervorgewölbt. Mit zunehmender Ausbildung der Baucheingeweide rollt sich dann der Embryo wieder auf (Fig. 120).

12. Die Entwicklung der Gliedmaßen.

Das vergleichende Studium der Entwicklung der bei den Wirbeltieren im Zusammenhange mit der Lebensweise der Organismen so verschieden gestalteten Gliedmaßen ist ebenso reizvoll wie schwierig und noch reich an offenen Fragen. Man hat zunächst unpaare, als Flossensäume oder Pinnae bezeichnete, von paarigen Extre-

mitäten, den echten Flossen oder Pterygien der wasserlebenden Tiere und dem Doppelpaare der bekannten Gliedmaßen der tetrapoden Landtiere zu unterscheiden.

Die Flossensäume funktionieren in Form einfacher medianer Kanten oder komplizierter Hautlappen über Rücken und Bauch verlaufend bei der schlängelnden Bewegungsweise der Tiere im Wasser als Bewegungs-, Steuer- und Gleichgewichtsorgane.

Ein einheitlich unpaarer über den ganzen Rücken und einen großen Teil der Bauchfläche des Körpers verlaufender Flossensaum findet sich nur bei Acraniern, so z. B. beim Amphioxus. Er bildet sich zuerst am Hinterende aus, breitet sich später über den Rücken bis zur Schnauze und über den Bauch bis zum Anus aus und wuchert mit Verlagerung des Anus auf die linke Körperseite nach vorn weiter.

Bei Kranioten besteht kein so ausgedehnter Flossensaum. Dieser zerfällt vielmehr vielfach in Einzelpinnae. Die erste Entwicklung der Pinnae besteht in leistenförmigen Verdickungen der medianen Epithelien des sonst flachzelligen Epidermisblattes, die sich bald zu Falten umbilden. Zwischen die Faltenblätter wuchert Mesenchym ein und drängt die Faltenschenkel auseinander. Durch Rückbildung von Teilen einer einheitlich angelegten Flossensaumstrecke entstehen bei den meisten Fischen gesonderte, in Form und Größe sehr wechselnde Pinnae (Rücken, Schwanz, Analflossen usw.). Daneben kennt man noch gesondert von der einheitlichen Anlage auftretende Pinnae. Bei Tetrapoden im Larvenzustande während des Wasserlebens gebildete Pinnae (so z. B. beim Frosch, Fig. 107 und 124) werden entweder mit Beginn des Landlebens zurückgebildet, oder sie erhalten sich wie bei gewissen Reptilien zeitlebens; doch sind sie nicht alle ohne weiteres mit den Pinnae der Fische als gleichwertig zu betrachten. Auch die unpaare Schwanzflosse der wasserlebenden Säugetiere ist eine besondere Bildung. Einmal angelegte Einzelpinnae können sich dann weiter gestalten. In die zunächst nur häutigen Pinnae wächst Muskulatur ein. Sie erhalten ferner bewegliche oder elastische Stützen in Form von Hautknochenstrahlen, Hornfäden oder knöchernen Skeletteilen.

In fundamentalem Gegensatze zu den unpaaren Pinnae steht die von vornherein paarige Anlage der Pterygien. Ein genetischer Zusammenhang zwischen Pinnae und Pterygien ist nicht nachweisbar. Die paarigen Extremitäten der Tetrapterygier legen sich in Form von horizontalen Flossenleisten an, deren Verlauf im allgemeinen der Flossenanheftung am Körper der fertigen Tiere entspricht. Auch in sie wachsen später Muskeln und stützende Mesenchymelemente in Gestalt von Hornfäden oder Hautknochen (Ektoskelet) oder als Knorpel und Knochen (Endoskelet) ein.

Da eine einwandslose Ableitung der Extremitäten der Landtiere

von den Pterygien der Fische noch nicht gelungen ist, beschränken wir uns auf die Schilderung der Entwicklungsvorgänge bei den tetrapoden Wirbeltieren.

Bei den Amphibien legen sich die paarigen Extremitäten als kleine Knospen gleichzeitig, noch während des Bestehens des Flossensaumes, an. Die vordere Extremität der Frösche entwickelt sich unter dem Operculum in der Kiemenhöhle und durchbricht erst nach der Gliederung in Ober- und Unterarm das Operculum, welches an dieser Stelle ebenso, wie nach Entwicklung der Extremitäten, der ganze Ruderschwanz der Anurenlarve resorbiert wird (vergl. Fig. 107 u. 124).

Bei den Amnioten geschieht die erste Anlage der Extremitäten in Form einer mitunter sehr deutlichen, meist im Beginn der dritten Woche bei Säugetieren am peripheren Rande der Stammzone dicht hinter der Kiemenregion beginnenden und bis zum Bauchende verlaufenden Leiste, der Extremitäten- oder Wolffschen Leiste, deren Zwischenstrecke aber sehr bald schwindet. Aus dieser Leiste sondern sich (Fig. 105) kurze schaufelförmige Höcker mit dorsaler und ventraler Fläche und freiem Rande, die Extremitätenhöcker. Die Anlage der Brustgliedmaße entsteht zuerst und eilt der Beckengliedmaße in der Entwicklung stets etwas voraus. Die Extremitätenhöcker bestehen aus Mesenchym, dessen Epidermisüberzug sich am Rande der Schaufel zu einer Epidermisleiste, der Epidermiskappe, verdickt.

Die Gliedmaßen erscheinen ferner einer größeren Anzahl von Rumpfsegmenten zugehörig. Dafür spricht der Umstand, daß sowohl die Brust- als auch die Beckengliedmaße ihre Muskeln und ihre Innervation von mehreren Rückenmarksnerven beziehen. Da die Extremitäten nur von den ventralen Ästen des Plexus brachialis und lumbosacralis innerviert werden, erweisen sie sich als der Parietalzone zugehörig, deren Haut und Muskulatur ebenfalls von ventralen Spinalnervenästen versorgt werden.

Die zur Zeit ihrer ersten Anlage etwas kaudal- und ventralwärts gerichteten Extremitätenstummel grenzen sich mit zunehmender Größe schärfer ab und lassen zugleich ihre in distaler Richtung sich vollziehende Gliederung erkennen. Das schaufel- oder plattenförmig verbreiterte Ende setzt sich als Anlage der Hand an der Brust —, als Anlage des Fußes an der Beckengliedmaße scharf gegen das in den Unterarm resp. Unterschenkel umgewandelte Stück ab; das proximalste Stück wird Oberarm resp. Oberschenkel. Oberarm und Unterschenkel sind zuerst mit dorsal und dann nach hinten gerichteten Ellenbogen resp. Knie voneinander abgeknickt (siehe Fig. 119 *A*).

Beide Gliedmaßenpaare sind derart zum Rumpfe orientiert, daß ihre Beugeflächen medial, ihre Streckflächen lateral gerichtet sind (siehe Fig. 119 *A*). Sie nehmen somit eine Stellung ein, welche bei

Amphibien (Fig. 124) an der vorderen Extremität zeitlebens besteht. Vom Ende der vierten Woche ab (Fig. 119 *A* u. *B*) treten an der Hand und dem Fuße in Gestalt von Einkerbungen diejenigen Differenzierungen auf, welche zur Ausbildung der typischen Knochenstrahlenzahl bei Penta-, Perisso- und Artiodaktylen führen. Freie Finger und Zehen wachsen jedoch erst zwischen der fünften und sechsten Woche beim Menschen aus und sind am Anfang des dritten Monates noch durch eine Art Schwimmhautbildung miteinander verbunden (embryonale Syndaktylie Fig. 125 *A*). Auffallend ist die Schwäche und Kürze der embryonalen Extremitäten im Vergleich zum Rumpfe.

Die Zahl der Finger und Zehen wird zuerst durch deren leistenartiges Hervortreten auf der Dorsalseite von Hand und Fuß und erst



Fig. 125. *A* Dorsal-, *B* Volarfläche der linken Hand des Embryos in Fig. 119 *B*.

später durch gleichzeitiges Auswachsen über den Rand der Hand- und Fußanlage deutlich (siehe die Fig. 120).

Sind im ausgebildeten Zustande weniger Finger oder Zehen vorhanden als die typische Fünfzahl der Pentadaktylen (z. B. bei Paarhufern und Einhufern), so findet man beim Embryo entweder die wohl entwickelten Anlagen für die später abortiv werdenden Finger und Zehen, oder deren Anlagen sind nur rudimentär, oder sie fehlen, wie z. B. beim Pferdeembryo die Daumen- und Großzehenanlage, gänzlich (Agenesie). Dasselbe beobachtet man an den Extremitäten der Vögel. Selbst bei den Embryonen fußloser Echsen (z. B. der Blindschleiche) findet sich noch die höckerartige Anlage der Extremitäten. Ebenso ist bei Embryonen der Cetaceen die embryonale Anlage der später fehlenden Beckengliedmaße nachgewiesen. Gewiß schöne Beispiele für die Macht der Vererbung und

die Richtigkeit des Satzes, daß in der Individualentwicklung noch längst verlorene Vorfahrenzustände vorübergehend zum Ausdruck kommen!

Im Verlauf ihrer weiteren Ausbildung drehen sich die Brust- und Beckengliedmaßen im entgegengesetzten Sinne um ihre Längsachsen, derart, daß an ersteren die Streckseite des Oberarms nach hinten und die Beugeseite nach vorn zu liegen kommt, während an letzteren die Streckseite nach vorn und die Beugeseite nach hinten gekehrt wird (siehe Fig. 119 *A* u. *B* und Fig. 120). Diese Drehungen veranlassen unter anderem auch den eigenartigen spiraligen Verlauf des N. radialis. Bei der Beckengliedmaße stehen Unterschenkel und Fuß in primärer Pronation. Der Oberschenkel wird nicht wie der Unterarm torquiert, da er auch mit seinem proximalen Ende die Drehung vollzieht, welche am Humerus nur das distale Ende macht.

Das Problem der Ableitung der Tetrapoden von den Tetrapterygiern ist so lange nicht spruchreif, als wir die Stammform, von welcher die Extremitätenleiste der Amnioten abgeleitet werden kann, nicht kennen. Dazu kommt noch, daß bei den Amphibien die Extremitätenleiste nicht angelegt wird. Die ontogenetische Entstehung von Höckern mit horizontaler Basis und dorsoventraler Oberfläche findet sich, wie die Epidermisleiste, bei allen übrigen Vertebraten. Auch die Verschiebung der Brustgliedmaße vom Orte ihres Entstehens in kaudaler und der Beckengliedmaße in entgegengesetzter Richtung ist ein gemeinsames Merkmal aller Vertebraten.



Fig. 126. Schafembryo von ca. 2 Monaten. Natürliche Größe.

Im Mesoblast differenziert sich zuerst das knorpelige, dann das knöcherne Skelet, und über den Endphalangen bilden sich durch früh auftretende Verdickungen des Hornblattes die Hornhülsen (Krallen, Hufe, Nägel usw.).

Die Art der Gliederung von Hand und Fuß bildet zusammen mit der Entwicklung des Schweifes, abgesehen von den Physiognomien, ein sicheres Unterscheidungsmerkmal der vom Anfange des zweiten Monates ab einander immer unähnlicher werdenden Säugerembryonen verschiedener Ordnungen usw.

IV. Die Eihüllen und Embryonalanhänge, Decidua, Placenta.

a) Allgemeines.

Bestimmend für das Auftreten und die Ausbildung dieser Hüllensysteme ist das Medium, in welchem die Entwicklung verläuft, die wechselnde Dottermenge der Eizellen und die Art der Eiablage, sofern es sich um eierlegende oder lebendig gebärende Organismen handelt.

Die (auf S. 12) geschilderten sekundären (Oolemma) und tertiären Eihüllen (Gallert- oder Eiweißschicht) bestehen bei oviparen, im Wasser lebenden Anamnien und den oviparen luftlebenden Amnioten, bis sie von den Embryonen durch energische Bewegungen beim Ausschlüpfen gesprengt werden. Fisch- und Amphibienembryonen liegen nackt in ihren Eihüllen. Die Embryonen der Amnioten entwickeln dagegen neben dem Dottersack noch sehr eigenartige Embryonalanhänge als Amnion, Chorion und Allantois, die sie beim Ausschlüpfen oder bei der Geburt ebenfalls abwerfen. Das Fehlen oder die Ausbildung eines Amnion bedingt die Unterscheidung zwischen Amnionlosen oder Anamnien und Amniontieren oder Amnioten (siehe Fig. 12).

Die wechselnde Menge des Dotters beeinflußt nicht nur die Furchung und Keimblasenbildung, sondern auch die weitere Entwicklung, besonders die Bildung des Dottersackes und der Bauchwand. Bei den holoblastischen, mit einer mäßigen Dottermenge ausgestatteten Amphibien werden die Dotterelemente bei der Furchung in alle Embryonalzellen, vor allem aber in die Dotterzellen am vegetativen Pole der Blastula und Gastrula verteilt. Nach Bildung des primitiven Darmes werden dann die Dotterzellen zum Teil zu Bildung des Enteroderms, zum Teil, sofern sie im primitiven Darm gelegen sind, zur Ernährung verwendet und verdaut. An Amphibien- und Fischembryonen dieses Stadiums ist die Bauchwand durch den in dem Darme gelegenen Dotterklumpen mehr oder weniger sackartig vorgetrieben (Fig. 53 u. 54). Dieser erweiterte Teil des Embryonalkörpers wird als Dottersack oder Saccus vitellinus bezeichnet. Querschnitte zeigen (Fig. 49), daß die Wand des Dottersackes aus zwei konzentrischen Schichten besteht, nämlich aus der durch das Dotterblatt und den visceralen Mesoblast gebildeten Darmausbuchtung, dem Darmdottersack, und der durch das Cölom von diesem getrennten Hautausbuchtung, dem Hautdottersack.

Ist der Dottersack sehr umfangreich, dann kann er durch einen engen und hohlen Dottersackstiel, der ebenfalls aus Darm- und Hautdottersackstiel besteht, mit dem Embryo zusammenhängen. Parallel

der fortschreitenden Resorption des Dottermaterials wird der Dottersack immer kleiner und schwindet schließlich, indem der Darmdottersack in die Wand des Darmes, die Wand des Hautdottersackes in die Bauchhaut einbezogen wird (Fig. 49, 54 u. 107).

Ganz anders gestalten sich die Verhältnisse bei den dotterreichen Keimen der Meroblastier. Bei ihnen liegen die Dotterelemente nicht von Anfang an in den Blastomeren verteilt, sondern die Blastomeren bilden die flache, auf der großen Dotterkugel ausgebreitete Keimhaut. Diese umwächst allmählich, sich peripher ausbreitend, langsam die Dotterkugel und hüllt sie schließlich unter Verwachsung ihrer peripheren Ränder sackartig ein (Fig. 127 *a* u. *b* u. 129). Je größer die Dotterkugel, um so langsamer vollzieht sich ihre Umwachsung, und der Embryo erreicht, wie z. B. bei den Sauropsiden, noch ehe die Keimhaut den Dotter vollkommen umschließt, schon eine hohe Entwicklungsstufe.

Bei den Amphibien wird der ganze Keim zum Embryo. Die Keimhaut der Meroblastier scheidet sich in den zentralen Embryonalbezirk, aus welchem sich der Embryo entwickelt, und in den außerembryonalen Bezirk zur Bildung der embryonalen Anhangsorgane (Fig. 127 *a*).

I. Die Embryonalanhänge der Sauropsiden.

Als Grundlage der nachstehenden Schilderung dient im wesentlichen das leicht zu beschaffende Hühnerei.

1. Dottersack.

Während die Keimhaut die Dotterkugel umwächst, wird der Mesoblast in immer größerer Ausdehnung durch das Exocöl gespalten und schließlich wie bei den Amphibien ein Darm- und Hautdottersack gebildet. Beide hängen jedoch, am Gegenpol nicht vollkommen voneinander getrennt, noch durch eine ungespaltene Mesoblastmasse zusammen (Fig. 127 *a*).

Die Mesoblastwand des Darmdottersackes enthält den Gefäßhof, die Area vasculosa, welche durch die aus den primitiven Aorten entspringenden Dottersackarterien gespeist und von der Randvene, dem Sinus terminalis, begrenzt wird. Aus dieser fließt das Blut durch die vor dem Kopfe des Embryos verlaufenden Venae vitellinae anteriores in den Embryo zurück (Fig. 128). Peripher von der Area vasculosa liegt der gefäß- und mesoblastlose, nur aus Dotterblatt und Ektoblast bestehende Dotterhof, die Area vitellina. Sein peripherer Rand heißt Umwachsungsrand (vergl. Fig. 77 u. 127 *a*).

Der Gefäßhof breitet sich auf Kosten des Dotterhofes immer weiter peripher aus. Nach Schluß der vom Umwachsungsrand begrenzten, immer kleiner werdenden Öffnung am Gegenpol wird der Dotterhof

durch den Gefäßhof verdrängt und die Dottermasse in dem Darmdottersacke eingeschlossen, der durch den Dottersackstiel und den in diesem enthaltenen Dottergang mit dem Darme des Embryos am Darmnabel in Verbindung steht (Fig. 132).

Die durch das Exocöl abgetrennte, aus parietalem Mesoblast und Ektoblast bestehende, dem Hautdottersacke der Anamnien entsprechende Schicht hängt wie dieser am Hautnabel mit der Bauchwand des Embryos zusammen, wird aber nicht zum Hautdottersack, sondern zur Bildung des Amnion und amniogenen Chorion verbraucht.

2. Amnion und amniogenes Chorion.

Die Grundlage des Amnion ist im wesentlichen die als heller Fruchthof bezeichnete, den Embryo umgebende Zone (Fig. 70 u. 76). Sie besteht aus Ektoblast und Dotterblatt, zwischen welche nachträglich

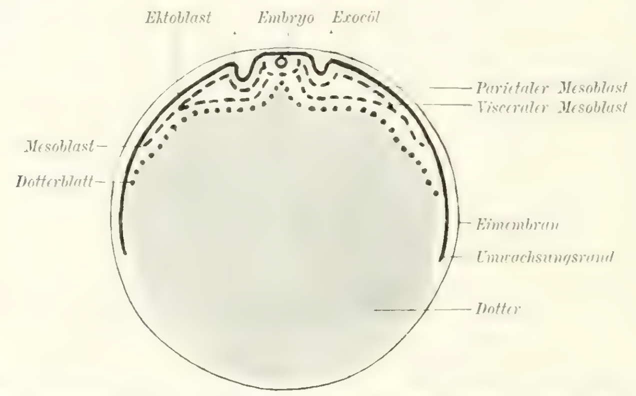


Fig. 127*a*. Querschnittschema durch die sich erhebenden Amnionfalten eines Sauropsiden. Die Kreuzchen bezeichnen die Scheitel der sich erhebenden Amnionfalten.

Mesoblast zuerst bis auf eine vor dem Kopfe des Embryos gelegene Stelle einwuchert. Diese ursprünglich mesoblastfreie Stelle heißt Proamnion (Fig. 74 u. 77). In das Proamnion und die aus ihm hervorgehende Kopf- oder Proamnionfalte (Fig. 102) wächst aber nachträglich ebenfalls Mesoblast ein. Das Proamnion ist also nur eine vorübergehende Bildung.

Das Proamnion erhebt sich als mondsichelförmige Falte, schiebt sich von vorn her über den Kopf und Nacken des Embryos und hüllt ihn kapuzenartig am Ende des zweiten Brüttages als Kopffalte oder Kopfkappe des Amnion ein (Fig. 75 u. 128). Zu ähnlichen Faltenbildungen erhebt sich das Dach des Exocöls an den Seiten des Embryos als Seitenfalten und hinter dessen Schwanzende als die meist viel später auftretende Schwanzkappe des Amnion (Fig. 128). In Rückenansicht ist der Embryo durch die um den noch weiten Hautnabel verlaufende Grenzrinne von den Amnionfalten abgegrenzt. Man

vergleicht ihn in diesem Stadium gewöhnlich mit einer von einem Graben, der Grenzrinne, und einem Wall, den Amnionfalten, umgebenen Festung. Nun schiebt sich der Rand der Kopffalte immer weiter nach hinten, der der Schwanzfalte nach vorn. Ebenso nähern sich die Scheitel der immer höher werdenden Seitenfalten über dem Rücken des Embryos. Schließlich berühren sich sämtliche Faltenscheitel über dem Rumpfe des Embryos und verwachsen in der linearen Amnionnaht von vorn nach hinten. Die noch einige Zeit über dem Hinterende des Embryos deutliche Öffnung, der Amnionnabel, durch welche man mit einer feinen Sonde in die Amnionhöhle und zu dem Rücken des Embryos gelangen kann, schließt sich durch Verwachsung ihrer einander genäherten Ränder ebenfalls (Fig. 127 *b*). Jede Amnionfalte besteht (nachdem der Mesoblast auch in das Proamnion eingewachsen ist) aus einer Grundlage von parietalem Mesoblast und einem Überzug aus Ektoblast. Doch ist die Lagerung bei den

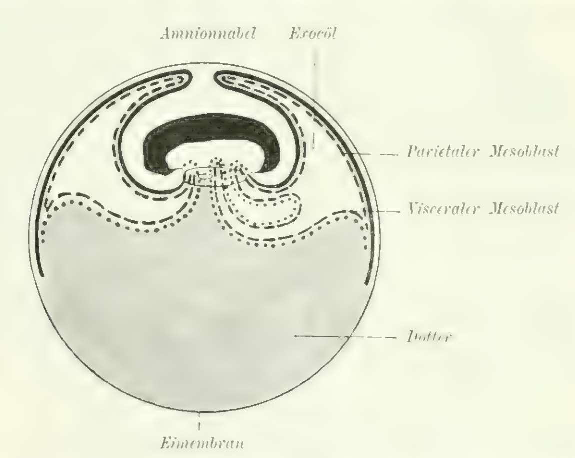


Fig. 127 *b*. Längsschnittschema durch die Amnionfalten eines Sauropsiden.

Schichten am äußeren und inneren Faltenschenkel eine entgegengesetzte, aus der Bildung der Amnionfalten leicht verständliche (Fig. 127 *b* u. 131 *C*). Am inneren Faltenblatt liegt der Ektoblast nach innen, am äußeren nach außen: die Grundlage beider Blätter besteht aus Mesoblast. Durch die Amnionnaht hängt das Amnion nach Verwachsung der Faltenscheitel noch einige Zeit mit dem Außenblatte zusammen. Dann löst sich diese durch die verwachsenen Faltenscheitel gebildete Verbindung. Damit ist nun ein getrenntes zweifaches Hüllensystem um den Embryo gegeben: Das aus dem inneren Faltenschenkel hervorgegangene, am Hautnabel des Embryos beginnende Amnion umhüllt den Embryo dicht als feine durchsichtige Haut. Die aus dem äußeren Faltenschenkel gebildete Schicht, das amniogene Chorion,

überdeckt den vom Amnion umschlossenen Embryo und seine Anhänge kalottenartig, reicht als Dach des Exocöls bis zu dessen peripherem Rande und schließlich bis zum Gegenpol. Ich nenne diese Schicht „amniogenes" Chorion, weil ihre Bildung an die Entstehung des Amnion geknüpft ist (Fig. 132 *B*).

Der alte noch immer gebräuchliche Name „seröse Hülle" führt zu falschen Vorstellungen. Die Ektoblastschicht des amniogenen Chorion schichtet sich sehr bald und scheidet sich in eine tiefe und oberflächliche Lage. Dadurch unterscheidet sich also diese Schicht, schon im Bau von den stets von nur einer Zellschicht bedeckten serösen Häuten. Der Ektoblast übernimmt dann bei den

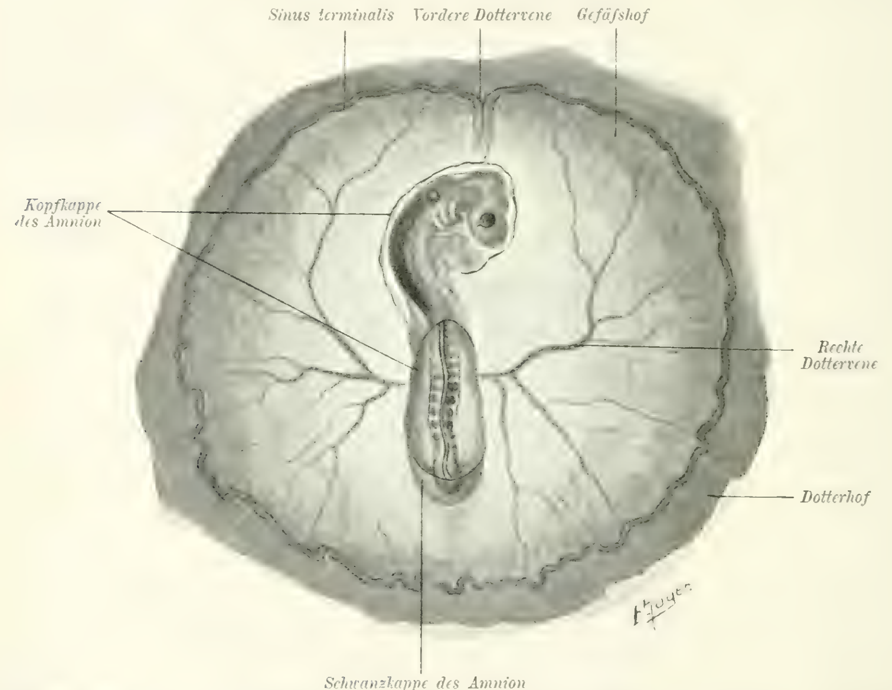


Fig. 128. Flächenbild vom Hühnchen mit sich erhebenden Amnionfalten. Vergr. ca. 4 : 1. Die Eimembran ist entfernt, man sieht durch das amniogene Chorion den Gefäßhof.

Viviparen neue Leistungen, nämlich die Aufnahme und Verarbeitung der im Uterus gebotenen Nährstoffe, und damit Funktionen, die man an „serösen" Häuten in dieser Art niemals beobachtet.

Amnion und amniogenes Chorion sind zunächst vollkommen gefäßlos. Später wachsen in das Amnion embryonale Gefäße ein, während das amniogene Chorion seine Gefäße durch die Nabelblase oder durch die Allantois erhält (siehe unten).

Unter zunehmender Ausscheidung der Amnionflüssigkeit, eines Transsudates aus den embryonalen Gefäßen, nimmt das Amnion rasch an Weite zu. In der Mesoblastwand des Amnion entwickeln sich sehr früh kontraktile Zellen, deren rhythmische Bewegungen vom

fünften Brüttage ab leicht im eröffneten Ei zu sehen sind. Durch diese wird der in der Amnionflüssigkeit schwimmende Embryo hin und her geschaukelt. Gegen Ende der Bebrütung nimmt die Menge

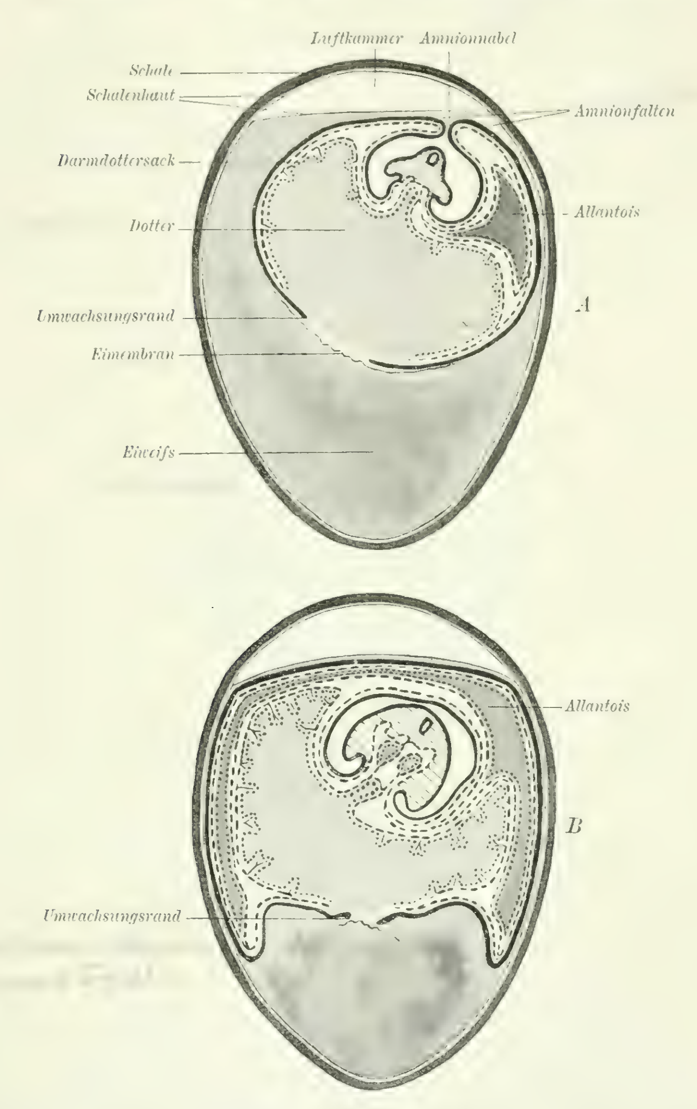


Fig. 129 *A* u. *B*. Schemata der Eihüllen und Embryonalanhänge des Hühnchens, nach Duval.

des Liquor Amnii wieder ab, und das Amnion umhüllt den herangewachsenen Embryo wieder dichter.

Die Amnionbildung der Sauropsiden verläuft nicht immer nach dem vom Hühnchen beschriebenen Typus, sondern zeigt nach Zeit und Art der Anlage bedeutende Variationen. So bildet sich das

Amnion beim Chamäleon um den noch schildförmigen Embryo als eine Ringfalte. Die Anlage der Schwanzfalte unterbleibt ganz bei den Schildkröten, und es kommt dann beim Amnionschluß an Stelle der linearen Amniosnaht zur Bildung eines sehr auffallenden röhrenförmigen, hinter dem Schweifende gelegenen Amnionganges. Auch über dem Kopfende kann sich ein solcher bei klein bleibender Kopfkappe bei manchen Vögeln ausbilden und längere Zeit am Amnionnabel münden. Diese Variationen sind für das Verständnis der auch bei den Säugetieren und dem Menschen auftretenden Eigentümlichkeiten von Bedeutung.

Die Gründe für die Entwicklung eines Amnion und des amniogenen Chorions sind noch ziemlich dunkel. Offenbar hängt die Entstehung

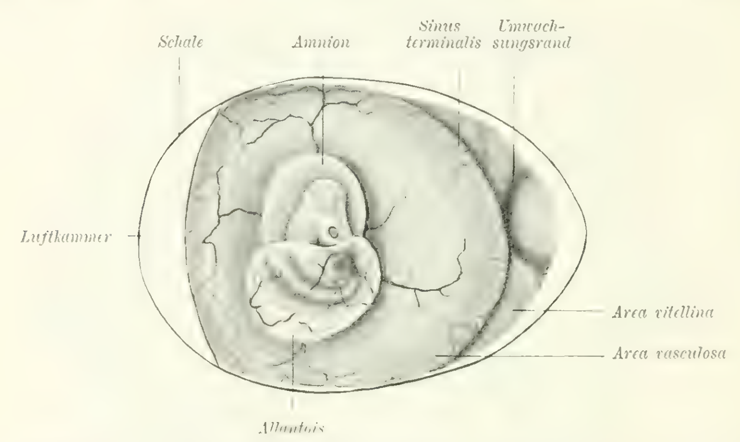


Fig. 130. Hühnerembryo im Amnion mit Allantois auf dem Dottersack innerhalb der Schale, nach Duval.

beider mit der Verlegung der Entwicklung aus dem Wasser auf das Land und mit dem Bedürfnis zusammen, den Embryo durch die Amniosflüssigkeit vor dem Eintrocknen zu schützen.

3. Allantois.

Während der Bildung des Amnion und amniogenen Chorion entsteht beim Hühnchen gegen Ende des zweiten Brüttages auf der Bauchseite des Embryo an der Grenze zwischen dem embryonalen und außerembryonalen Bezirk ein aus visceralem Mesoblast bestehender kleiner Höcker, der Allantoishöcker. Er ist die erste Anlage der Allantois oder des Harnsackes. In diesen Höcker wächst Enteroderm hinein, und es bildet sich in ihm eine Höhle, die mit der Höhle des Darmes zusammenhängt. Die Allantois erscheint nun als eine bläschenförmige Ausbuchtung der Darmwand und wird kaudal von der Schwanzknospe überragt (Fig. 123). Mit weiterer Abgrenzung

des Enddarmes wird die Allantois etwas nach vorn verschoben. Sie wächst nun als Hohlknospe, deren Stiel hinter dem Dottergange im Hautnabel liegt, zwischen Dottersack, Amnion und amniogenem Chorion in das Exocöl ein. Hier stößt sie an das amniogene Chorion und legt sich dann von rechts her über den im Amnion eingeschlossenen, mit der linken Seite in einer Vertiefung des Dottersackes gelegenen Embryo (Fig. 130; siehe auch die Fig. 132 *B*).

Ihr von dem Hautnabel umschlossener, die Allantoishöhle mit der Darmhöhle verbindender Gang heißt Allantoisgang oder Urachus.

Bei weiterer Ausbreitung muß sich die Allantois abplatten. Man unterscheidet nun an ihr ein äußeres respiratorisches Blatt, das sich von unten her an das amniogene Chorion anlegt und mit ihm beim Hühnchen am fünften Brüttage verwächst, und ein inneres oder Muskelblatt. Im Bereiche der Verwachsung ist das Gefäßnetz der Allantois, von zwei aus den primitiven Aorten kommenden Allantois- oder Nabelarterien gespeist, besonders wohl entwickelt. Das ursprünglich gefäßlose amniogene Chorion ist nun zum gefäßhaltigen

Allantochorion

geworden.

Das Muskelblatt der Allantois entwickelt wie das Amnion Muskelzellen, verwächst am siebenten Brüttage mit der Außenfläche des Amnion und ebenso gegen Ende der Bebrütung mit dem Dottersack. Nachdem die Allantois pilzhutartig über das Amnion heruntergewachsen ist, trifft sie mit ihren Rändern auf den während der Bebrütung eingedickten und an den spitzen Eipol verlagerten Eiweißrest (Fig. 129). Sie dringt nun nicht zwischen Eiweiß- und Dottersack weiter vor, sondern wächst zwischen Eiweiß und amniogenem Chorion unter der Eischale weiter und schließt so als „Eiweißsack" das Eiweiß vollkommen ein. Die äußere Wand dieses Sackes besteht aus dem äußeren Blatt der Allantois, seine innere aber aus deren innerem Blatt und dem amniogenen Chorion, dessen Epithel eigentümliche Papillen oder Leisten bilden kann und das Eiweiß verarbeitet. Dieser Funktion wegen wurde der Eiweißsack mit einer Placenta (siehe diese) verglichen.

Die Allantois funktioniert zunächst als embryonaler Harnsack. Sie beteiligt sich ferner durch Bildung des Eiweißsackes an der Ernährung des Embryos. Vor allem aber ist sie Respirationsorgan. Bei Beginn der Entwicklung besteht die Respiration in einfacher Gewebsatmung, die Zellen geben Kohlensäure ab und nehmen Sauerstoff durch die poröse Schale auf. Dann wird der Gasaustausch eine Zeitlang durch die Dottersackgefäße vermittelt. Schrumpft mit zunehmendem Dotterverbrauch der Dottersack zusammen, so werden seine Gefäße in die Tiefe verlagert und von dem amniogenen Chorion bedeckt zur Respiration untauglich. Nun übernimmt das dicht unter die Schale

und an die Luftkammer vorgeschobene respiratorische Blatt der Allantois diese wichtige Funktion. Jede Störung in der Respiration, z. B. durch Lackieren der porösen Eischale oder durch Verletzung der Allantoisgefäße, unterbricht die Entwicklung und tötet den Embryo.

Noch vor dem Auskriechen wird der Dottersack auch vom Amnion umwachsen und durch Zug der im Amnion und Muskelblatt der Allantois gelegenen Muskelzellen durch den Hautnabel, der sich dann schließt, in die Bauchhöhle aufgenommen. In dieser kann man noch am ausgeschlüpften Vogel längere Zeit den Rest des Dottersackes als kleines gestieltes, gelbes, gefäßhaltiges, an dem Dünndarm hängendes Klümpchen erkennen.

Kurz vor dem Auskriechen atmet das Hühnchen durch die Lungen die in der Luftkammer befindliche Luft. Hierbei veröden die Allantoisgefäße, und der Allantoiskreislauf stockt. Beim Auskriechen trennen sich das gesprengte Amnion und die Allantois von dem inzwischen geschlossenen Hautnabel und bleiben in der Schale zurück.

II. Die Embryonalanhänge der Säuger.

Allgemeine Vorbemerkungen.

Die Embryonalhüllen der Säuger zeigen in ihren ersten Anlagen und in ihrer Ausbildung bei den eierlegenden Monotremen eine überraschende Übereinstimmung mit denen der Sauropsiden. Dasselbe gilt auch für die erste Anlage der Embryonalanhänge der viviparen Säuger, die wir, obgleich aus dotterarmen holoblastischen Eiern hervorgehend, als Dottersack, Amnion, amniogenes Chorion und Allantois in derselben Anordnung wie bei den Sauropsiden wiederfinden.

Auch bei allen Säugern schnürt sich der Embryo aus dem zentralen Bezirk der Keimblase durch Bildung des Hautnabels ab, und der außerembryonale Bezirk wird zur Bildung des Amnion und amniogenen Chorions verwendet. Aus dem Enddarme entsteht die Allantois.

Die Übereinstimmung in der Bildung dieser Anhänge mit der bei den Sauropsiden beschriebenen ist aus den beistehenden schematischen Figuren ersichtlich. Abweichungen werden bei Schilderung der einzelnen Tiergruppen berücksichtigt werden. Da der Dottersack nun keinen Dotter mehr enthält, wird er als Nabelblase bezeichnet.

Die Verbindung des Embryos mit seinen Anhängen geschieht in der Folge durch den Nabelstrang oder Funiculus umbilicalis, der somit enthalten muß:

1. den Nabelblasenstiel, welcher, begleitet von den anfänglich blutreichen Nabelblasengefäßen, nichts anderes als der solide Rest des ursprünglich die Nabelblasenhöhle mit der Mitteldarmlichtung verbindenden Nabelblasenganges ist (Fig. 131 *B* u. *C*, Fig. 132), und
2. den Urachus oder das zwischen den beiden Nabelarterien gelegene röhrenförmige Verbindungsstück zwischen dem Scheitel der embryonalen Harnblase und dem exoembryonalen Harnsack.

Der Urachus ist mit Ausnahme der Fleischfresser bis zur Zeit der Geburt wohl entwickelt und durchgängig. Die neben ihm verlaufende Nabelvene führt das Blut aus der Allantois, respektive der Placenta fetalis in den Embryo zurück (Näheres hierüber siehe unter: Embryonaler Kreislauf).

3. Sämtliche Gebilde sind nicht nur durch ein reichliches, der Zwischenschicht der Allantois zugehöriges Gallertgewebe oder die Whartonsche Sulze zusammengehalten, sondern auch noch in bestimmter Ausdehnung vom Amnion umscheidet (Fig. 120).

Die Amniosscheide des Nabelstrangs geht am Nabelring in die Cutis des Embryo, am distalen Teile des Nabelstranges ins Amnion über. Sie ist entweder glatt (z. B. beim Pferde, Schweine, den Raubtieren und dem Menschen) oder trägt, wie bei den Wiederkäuern, kleine käsefarbige, gefäßlose Epithelzotten.

Kein Tier besitzt einen verhältnismäßig so langen Nabelstrang wie der Mensch und die Affen. Einen langen Nabelstrang haben Pferd und Schwein, einen sehr kurzen die Fleischfresser, einen mittellangen die Wiederkäuer.

Alles deutet darauf hin, daß die Säugetiere von eierlegenden Tieren mit großen dotterhaltigen Eiern abstammen. Die Monotremen mit

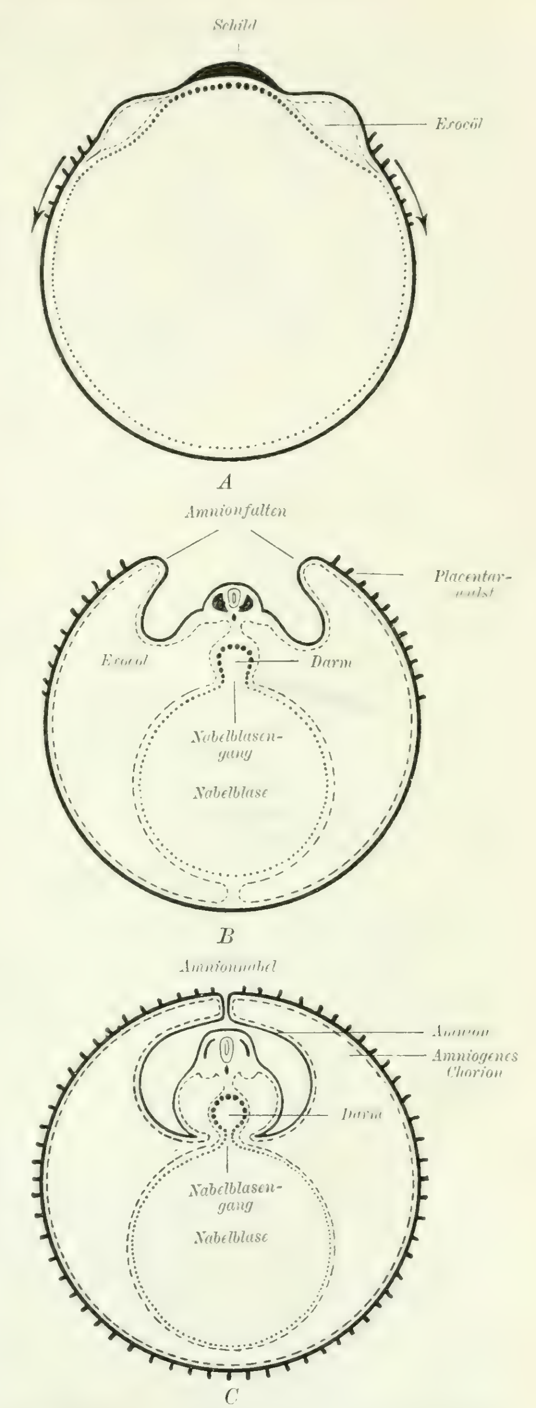


Fig. 131 A, B, C. Querschnittschemata der Embryonalanhänge der Säuger.

ihren noch recht dotterreichen Eizellen bilden Übergangsformen zu den übrigen Säugern, deren Eizellen infolge der intrauterinen Entwicklung nach und nach unter zunehmendem Dotterverlust um so kleiner wurden, je reicher die Quelle der intrauterinen Ernährungsstoffe sich ausbildete.

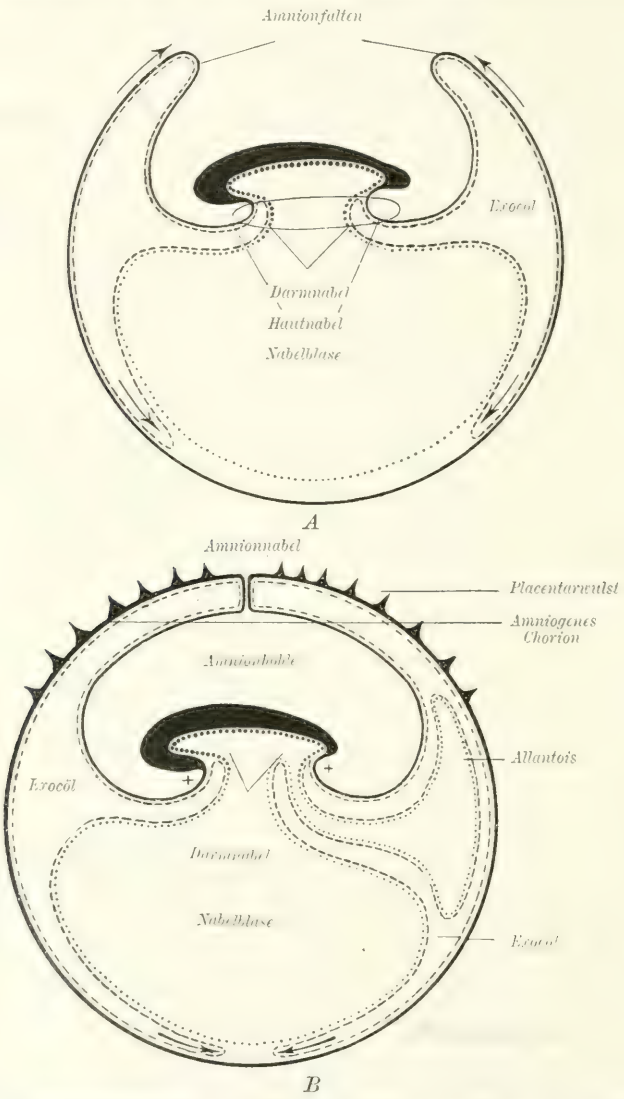


Fig. 132 *A* u. *B*. Längsschnittschemata der Embryonalanhänge der Säuger. An der durch die Kreuzchen bezeichneten Stelle schlägt sich am Hautnabel die Haut in das Amnion um.

Im übrigen zeigen die Embryonalanhänge der viviparen Säugetiere freilich oft bedeutende Abänderungen. Die primären und sekundären Eihüllen werden zwar auch bei ihnen stets noch gebildet, aber schon vor dem Eintritt des Keimes in den Uterus aufgelöst. Die tertiären

Eihüllen (Schalenhaut, Schale) aber werden entweder nur unvollkommen (Gallertschicht) oder gar nicht mehr angelegt. Die Embryonalanhänge übernehmen jetzt die bei den Sauropsiden noch rudimentäre Funktion der Ernährung in erhöhtem Grade. Sie treten als Haft- und Schutzorgane in immer innigere Beziehungen zur Uterusschleimhaut und vermitteln gleichzeitig die Ernährung und die Atmung des Embryos.

Der Bau der Schleimhaut des nicht trächtigen oder tauben Uterus erleidet bei der Bergung und Reifung der Frucht sehr wesentliche Veränderungen. Diese sind im wesentlichen auf die während der Trächtigkeit sich steigernden, schon während der

Brunst

am Uterus auffallenden Vorgänge zurückzuführen.

Mit Eintritt der Brunstveränderungen verliert das flimmernde Oberflächenepithel des Uterus seine Cilien.

Die sonst mäßig blutreiche, nur von einem dünnen Schleimbelage bedeckte Uterusschleimhaut wird während der die Ovulation begleitenden Brunst sehr blutreich und durch starke Füllung der Lymphgefäße ödematös durchsaftet. Dabei kommt es zu gesteigerten, vielfach spezifisch riechenden Absonderungen, die sich bis zum Ausfluß aus den ebenfalls geschwellten äußeren Geschlechtsteilen steigern können. Gleichzeitig finden stets größere und kleinere Blutungen aus den strotzend gefüllten und erweiterten Kapillaren entweder nur in das Schleimhautgewebe selbst oder unter Trennung der Epitheldecke auch auf die Schleimhautoberfläche und in die Uterushöhle statt.

Ja es kann, wie z. B. bei der läufigen Hündin, bei den Affen und dem Menschen, zu blutigem Ausfluß aus den äußeren Genitalien kommen (Brunstblutung, Menstruationsblutung). Die Schleimhaut selbst enthält namentlich in ihrem oberflächlichen Gebiete Massen von Leukocyten, welche durch das Oberflächen- und Drüsenepithel in das Cavum uteri und in die Drüsenlichtungen einwandern und da fettig zerfallen.

Die Uterusdrüsen verlängern sich, schlängeln sich stärker und erweitern sich namentlich in ihren Mündungsabschnitten. Ihr Grund bleibt eng. Sein Epithelbelag behält seine Cilien.

Bei ausbleibender Befruchtung bilden sich diese Brunstveränderungen nach kürzerem oder längerem Bestehen zurück. Im Falle einer fruchtbaren Begattung aber bleiben sie bestehen. Die Uterusschleimhaut wird durch die Veränderungen der Brunst zur Aufnahme und Ernährung des Keimes vorbereitet.

Die entweder nur seröse und leukocytenhaltige oder durch Beimischung von Fett milchartige (Uterinmilch) oder sogar aus zerfallenden

Schleimhautelementen und beigemischtem Blut bestehende, dem Embryo gebotene Ernährungsflüssigkeit bezeichnet man als Embryotrophe. Das auf die Schleimhautoberfläche oder in die Schleimhaut ergossene Blut ist an Stelle des den viviparen Säugern fehlenden eisenhaltigen Dotters die Quelle, aus welcher der Embryo das Eisen zur Hämoglobinbildung entnimmt.

Placenta.

Zur Aufnahme der Embryotrophe dient bei den meisten Säugetieren ein besonderes Organ, die Placenta.

Je nach dem Verhalten der Uterusschleimhaut zur Fruchtblase pflegt man die Säugetiere als Aplacentalier oder Placentalose und Placentalier oder Placentatiere zu unterscheiden. Beide sind durch mannigfache Übergänge miteinander verbunden.

Placenta (flacher Kuchen) wurde ursprünglich das scheiben- oder kuchenförmige Ernährungs- und Respirationsorgan des menschlichen Embryos genannt. Es besteht aus stark entwickelten Chorionzotten, dem Fruchtkuchen oder der Placenta fetalis, und einem diesen aufsitzenden, bei der Geburt mit ausgestoßenen Teil der Uterusschleimhaut, dem Mutterkuchen oder der Placenta materna. Durch den Nabelstrang ist die Placenta mit dem Embryo verbunden. Auch bei manchen Tieren hat die Placenta die Form eines runden Kuchens (Placenta discoidea). Allmählich aber wurde die Bezeichnung „Placenta" mehr im physiologischen Sinne auch auf die Chorien von Tieren angewendet, bei denen entweder die ganze Chorionoberfläche (Placenta diffusa) oder mehrfache Bezirke (Placenta multiplex) oder gürtelförmige Gebiete derselben (Placenta zonaria) vorwiegend zur Ernährung und Atmung des Embryos verwendet werden. In solchen Fällen kann man streng genommen im morphologischen Sinne nicht mehr von einem „Kuchen" oder einer „Placenta" reden.

Vorbedingung für eine richtige Analyse der in den Placenten auftretenden mannigfachen und sehr schwierig zu deutenden histologischen Befunde ist eine möglichst scharfe Unterscheidung ihrer mütterlichen und fötalen Elemente sowie eine präzise Nomenklatur vor allem der namentlich in der menschlichen Placenta sehr entwickelten Syncytien und Plasmodien.

Syncytien sind kernhaltige, durch Verschmelzung ursprünglich getrennter Zellen entstandene, sich lebhaft färbende Plasmamassen. Plasmodien dagegen entstehen durch wiederholte Kernteilung ohne gleichzeitige Zellteilung. Syncytien und Plasmodien gleichen einander vollkommen und sind im Einzelfalle, wenn man ihre Entstehung auf die eine oder andere Weise nicht feststellen kann, nicht zu unter-

scheiden. Es wurden deswegen auch beide Bezeichnungen vielfach promiscue verwendet.

Stets aber sind Syncytien und Plasmodien lebensfähige und aktive Bildungen, begabt mit besonders regem Stoffwechsel, mitunter auch mit histolytischen oder phagocytären Eigenschaften und wohl auch mit amöboider Bewegungsfähigkeit. Ihr Vorkommen im Chorionektoblast zur Aufnahme der Embryotrophe hat also nichts Überraschendes. Sie können nachträglich wieder in getrennte Zellterritorien zerfallen.

Da nicht nur fötale, sondern auch mütterliche Gewebe Syncytien oder Plasmodien bilden können, so muß man beide unterscheiden und durch ein Beiwort näher bezeichnen (z. B. Syncytium foetale epitheliale; Syncyt. maternum glandulare usw.).

Etwas ganz anderes sind durch nachträgliche Verwischung ursprünglich scharfer Zellgrenzen, Verklumpung und stärkere Tinktion auffallende kernhaltige Massen, welche aber die unverkennbaren Spuren beginnender Degeneration erkennen lassen. Diese Vorstufen beginnenden Zerfalles werden schließlich der Embryotrophe beigemischt oder direkt von dem fötalen Chorion-Syncytium gefressen und dienen passiv zur Ernährung der Frucht. Ich habe sie als Symplasma (coniunctivum, epitheliale usw.) bezeichnet.

Da es nicht ausgeschlossen ist, daß auch embryonale Gewebe nach beendeter Funktion ganz oder teilweise durch Degeneration zu einem Symplasma werden und zugrunde gehen können, so muß man sie in diesem Falle wieder als freilich meist spärliches Symplasma foetale von dem reichlicheren Symplasma maternum unterscheiden.

1. Achoria.

Bei den aplacentalen Beuteltieren legt sich das glatte amniogene und zottenlose Chorion nach Auflösung der Eihüllen der Uterusschleimhaut, ohne Haftorgane in sie einzusenken, nur dicht an. Man hat deshalb diese Tiere als Achoria den Tieren mit Zottenchorion oder den Choriaten gegenübergestellt. Die Nabelblase berührt wie das Außenblatt der Allantois die Innenwand des amniogenen Chorions, ohne mit ihr zu verwachsen, in wechselnder Ausdehnung und teilt sich, ohne daß es zur Bildung eines Gefäßchorions kommt, mit der Allantois in die Aufnahme der von der Uterusschleimhaut gelieferten Embryotrophe. Diese besteht in einer serösen, zerfallende Leukocyten enthaltenden Flüssigkeit. Die ganze Einrichtung ist noch recht primitiv. Schon acht Tage nach Eintritt der Furchung werden die kaum ein paar Zentimeter langen, wenig entwickelten Embryonen geboren, im Beutel weiter ausgetragen und hier durch das Sekret der Mammardrüsen ernährt.

2. Choriata.

Bei den Choriaten gestaltet sich das Verhältnis der Außenwand der Fruchtblase zur Uterusschleimhaut inniger und verwickelter.

Eine Placenta im physiologischen und weitesten Sinne des Wortes bilden alle viviparen Säuger aus, bei denen das amniogene Chorion entweder von der Nabelblase oder von der Allantois her vascularisiert wird und im Gegensatze zu der glatten und gefäßlosen äußeren Fruchtblasenwand der Aplacentalier gefäßreiche Falten- oder Zottensysteme in die Uterusschleimhaut einsenkt. Doch hat man wieder Tiere mit einem von diffusen Zotten oder Falten besetzten Chorion als Choriata (z. B. die Einhufer, Schweine, Flußpferde, Wale u. a.) von solchen mit besonders ausgebildeten Chorionbezirken oder den Placentalia unterschieden.

Die Fruchtblasen der Choriontiere liegen nicht mehr frei in der Uterushöhle, sondern ihre Zotten oder Falten sind in der Schleimhauttapete derselben mehr oder minder tief eingestülpt.

Auch besteht eine Nabelblasen- oder Omphaloplacenta längere oder kürzere Zeit neben einer Allantoplacenta.

Erstere ist bis jetzt in guter Ausbildung nur bei dem Beutelmarder (Dasyurus viverrinus) beobachtet. In wechselnder Ausbildung tritt sie nur vorübergehend oder gar nicht mehr funktionierend und der Allantoplacenta weichend, wie ich nachwies, beim Pferde aber auch bei Insektivoren, Nagern und Raubtieren auf. Die Nabelblase kann dann bei kleiner Allantois durch Zottenbildung am vegetativen Pole der Fruchtblase und Ausbildung eines Omphalochorions mit der Uterusschleimhaut bis zur Geburt in Verbindung treten (manche Beuteltiere). Aber diese Omphaloplacenta genügt nicht für eine längere Dauer der Entwicklung. Mit weiterer Größenzunahme der Allantois und Ausbildung des Allantochorions legt sich dieses den gefäßreichen Falten der Uterusschleimhaut an, treibt Zotten- oder Faltensysteme in dieselbe und wird so zunächst neben der Omphaloplacenta zur Allantoplacenta, die allmählich vollkommen an Stelle der nutzlos gewordenen Omphaloplacenta tritt.

Trotz gleicher physiologischer Aufgaben unterliegt der Bau der Allantoplacenta ganz überraschenden Schwankungen. Im Prinzipe handelt es sich stets um gefäßhaltige Falten- oder Zottenbildungen, durch welche sich die Placenta an der Schleimhaut festheftet, ihre respiratorische und nutritorische Oberfläche vergrößert sowie die durch den embryonalen Stoffwechsel gelieferten Zersetzungsprodukte abgibt.

Stets bleiben in der Placenta mütterliche und embryonale Blutbahn voneinander getrennt, ein Übergang beider Blutarten ineinander findet nicht statt.

3. Placentalia.

Man unterscheidet bei den Placentalia neuestens Halb- und Vollplacenten. Als Halbplacenten (Semiplacentae) bezeichnet man Placentabildungen, die sich bei der Geburt von der mütterlichen blutreicheren und verdickten Schleimhaut einfach dadurch ablösen, daß die Zotten oder Falten der Placenta foetalis bei der Geburt nur aus den Vertiefungen, in denen sie wie ein Finger im Handschuh stecken, ausgepreßt werden. Die mütterliche Schleimhaut bleibt dabei heil, und es findet keine oder wenigstens keine nennenswerte Blutung aus den mütterlichen Gefäßen statt.

Die Vollplacenten bestehen dagegen neben dem fötalen auch aus einem mütterlichen Teile, aus veränderter Uterinschleimhaut, die während oder sehr bald nach der Geburt sich von den tieferen Schleimhautschichten trennt und im Zusammenhang mit der Placenta foetalis ausgestoßen wird. Dabei kommt es natürlich durch Eröffnung mütterlicher Blutgefäße zu größeren oder kleineren Blutungen und zur Bildung einer Wundfläche auf der Schleimhaut.

Man nennt den abgestoßenen Schleimhautteil gegenüber dem intakt zurückbleibenden von alters her „hinfällige“ Haut oder Decidua: Tiere mit Deciduabildung heißen Deciduaten (z. B. Raubtiere, Insektenfresser, Fledermäuse, Affen, Mensch) im Gegensatze zu solchen ohne Deciduabildung, den Indeciduaten (Huftiere, Wale, Nilpferde usw.).

Zentrale, exzentrische und interstitielle Entwicklung.

Die Art und Weise der Decidualumhüllung der Fruchtblasen ist eine verschiedene und abhängig von deren Entwicklungsweise im Uterus.

Ich unterscheide, mit Rücksicht auf die Lage der Fruchtblase im Cavum uteri, zentrale, exzentrische und interstitielle Entwicklung.

Bei der zentralen Entwicklung liegen die Fruchtblasen bis zur Geburt in der Mitte des Cavum uteri (Fig. 133). Bei den Indeciduaten (z. B. Pferd, Esel, Schwein, Halbaffen) bleibt das Uterusepithel bis zur Geburt erhalten. Das ganze Allantochorion funktioniert bei ihnen mit kleinen gefäßhaltigen Zottenbüscheln überzogen als Placenta diffusa. Bei den Wiederkäuern mit Semiplacenta multiplex (Schaf, Rind, Hirsch, Reh usw.) werden nur an gewissen Stellen des Chorions Zottenbüschel oder Kotyledonen ausgebildet, welche sich in besonders gewucherte Stellen der Uterusschleimhaut, die Karunkeln, einsenken. Je einen solchen Zottenbüschel mit der Uterinkarunkel zusammen nennt man ein Placentom. Die zwischen den Placentomen gelegenen Strecken des Uterus und Chorions verhalten sich wie bei einer Semiplacenta avillosa oder diffusa.

Die karunkelfreien Schleimhautstrecken liegen dem Oberflächenepithel des Uterus nur mehr oder weniger dicht an.

Bei den erwähnten Typen funktioniert somit das Uterusepithel bis zur Geburt sekretorisch wie das Epithel der Uterusdrüsen. Es bildet gleichzeitig eine schützende Decke gegen die Transudation des bedeutenden Lymphödems der Schleimhaut des graviden Uterus in das Cavum uteri.

Nur an den Karunkeln kann es durch teilweisen Zerfall des Uterusepithels zur Bildung kleiner Symplasmaklumpen und Blutungen und zur Andeutung einer Decidualbildung kommen. Viel mehr Symplasma

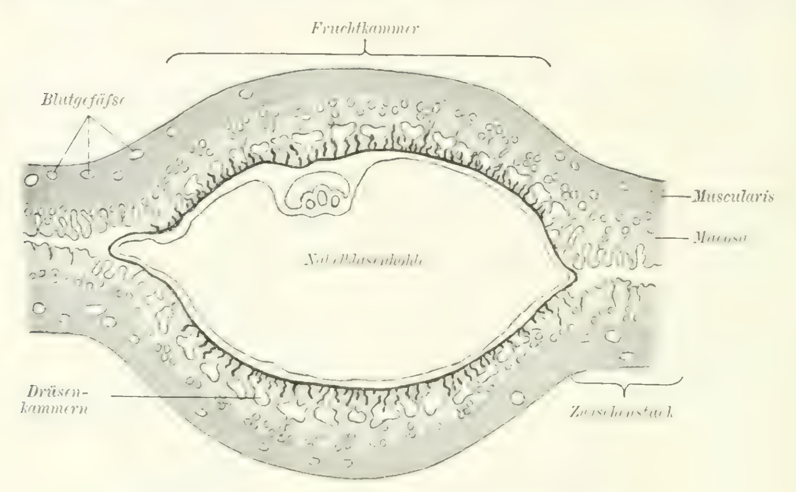


Fig. 133. Schema der zentralen Entwicklung (Hund).

glandulare wird durch Abschnürung der Drüseninvaginationen während der ganzen Gravidität gebildet.

Bei vielen Indeciduaten und Deciduaten stülpt sich nämlich die Wand der gewucherten Uterindrüsen wiederholt in sich selbst ein (z. B. bei der Stute, der Hündin, Fig. 156, bei den Wiederkäuern und bei den Menschen). Diese entweder aus Bindegewebe und Epithel oder nur aus Epithel bestehenden Falten schnüren sich ab und werden unter Verwischung der Zellgrenzen, Verklumpung, Quellung und schließlichem Zerfall des Plasmas und der Kerne als geformte Bestandteile der Embryotrophe beigemischt und vom Chorion aufgenommen.

Von dem Chorionepithel ist also die Oberfläche des Uterus- und des Karunkelepithels stets durch eine dünne oder dickere Schicht von Embryotrophe getrennt. Diese besteht aus dem Sekret des Oberflächen- und Drüsenepithels des Uterus, aus Fetttröpfchen, zerfallenden Leukocyten in wechselnder Menge und vereinzelten roten Blutscheiben. Besonders reichlich können diese Bestandteile der Embryotrophe in den Placentomen werden. Dazu gesellen sich an den placentomfreien

Strecken noch durch abgeschnürte Epithelfalten der Drüsen gelieferte vielkernige Symplasmaklumpen.

Bei den Deciduaten mit zentraler Entwicklung geht dagegen das Oberflächenepithel des Uterus durchweg im Bereich des Placentarfeldes (d. h. da, wo das Chorion mit der Uterusschleimhaut verwächst), mag die Placenta gürtelförmig oder scheibenförmig sein, schon zur Zeit der Anlagerung der Keim- oder Fruchtblase an die Uterusschleimhaut unter Abflachung zugrunde (Fledermäuse, Raubtiere, Insektivoren, Nager, Affen).

Vom Placentarrande ab bleibt dagegen das Oberflächenepithel des

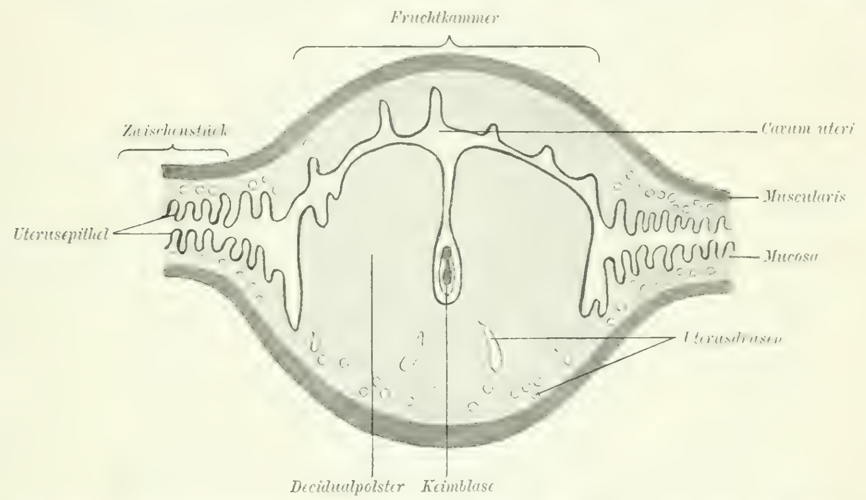


Fig. 134. Schema der exzentrischen Entwicklung. Längsschnitt durch den Uterus der Maus.

Uterus in den Uteruskammern und den sie verbindenden Zwischenstücken während der ganzen Gravidität erhalten.

Mit dem Zugrundegehen des Oberflächenepithels des Uterus im Bereiche des Placentarfeldes gestaltet sich bei den Deciduaten das Verhältnis des Chorions zur mütterlichen Schleimhaut anders als bei den Indeciduaten. Bei diesen lagen die Embryotrophemassen zwischen Chorion und Oberflächenepithel des Uterus. Bei den Deciduaten dagegen tritt der Chorionektoblast nach Zerfall des Oberflächenepithels in direkten Kontakt mit der gewucherten, blutreichen Uterusschleimhaut selbst, und es wird schließlich die ganze mütterliche Placenta bis nahe an die Lösungszone mehr oder weniger zur Nahrung des Embryos verbraucht und ihr Rest bei der Geburt mit abgestoßen.

Bei der exzentrischen Entwicklung (Fig. 134) gerät der Keim entweder, wie man vom Igel weiß, in eine zwischen zwei gewucherten Schleimhautfalten befindliche Furche, deren Eingang sich dann durch

ein Blutcoagulum schließt, oder, wie bei der Maus, in ein flaschenartiges Divertikel, dessen Eingang verwächst und sich so von der Uterushöhle trennt. Bei diesen Tieren degeneriert die Epitheltapete der exzentrischen Fruchtkammer vollkommen. Bei vielen Tieren kommt es in der Umgebung der Fruchtblasen zu beträchtlichen Blutergüssen, und die Fruchtblasen liegen später gleichsam in einem Blutsee, der von der Decidualkapsel begrenzt wird. In der Decidua führt Gewebszerfall zur Bildung mütterlichen Symplasmas, das von dem Chorion aufgenommen wird.

Der interstitielle Entwicklungstypus ist bis jetzt nur beim Meerschweinchen und der Zieselmaus beobachtet worden, deren

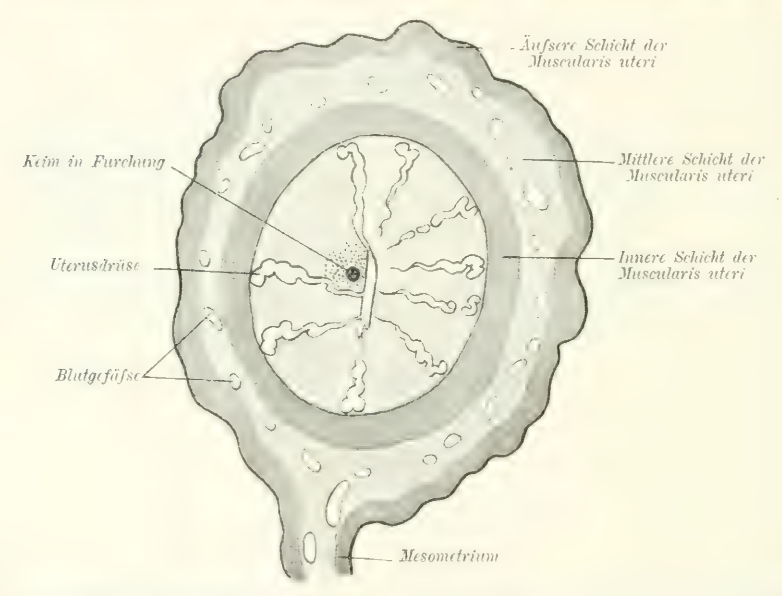


Fig. 135. Schema der interstitiellen Entwicklung. Querschnitt durch den Uterus eines Meerschweinchens. Die punktierte Zone um den Keim bezeichnet mütterliches Symplasma und Granulationsgewebe.

noch in Furchung begriffene Keime sich unter Zerstörung des Uterusepithels in die Uterusschleimhaut selbst einfressen und sich in ihr, zwischen den Drüsen und Gefäßen liegend, außerhalb des Cavum uteri, also interstitiell, entwickeln. Da der Keim bei dieser „Implantation" in die Uterusschleimhaut durch das zerstörte Uterusepithel einfrißt, so kann die Fruchtkammer, in welcher er sich entwickelt, auch niemals eine Epithelauskleidung tragen. Wohl aber bildet sich auch hier um den Keim ein aus zerfallenden Schleimhautelementen bestehendes mütterliches Symplasma und um dieses eine Art Granulationsgewebe. Bei allen Deciduaten besteht demnach, namentlich bei Beginn der Gravidität, zwischen der Chorionoberfläche und der Decidua eine Zone zerfallen-

den mütterlichen Symplasmas, die sogenannte Detrituszone. Sie dient als Embryotrophe.

Die Muscularis des sich beträchtlich erweiternden Uterus verdickt sich bei Beginn der Gravidität bei allen Tieren unter Neubildung und Vergrößerung ihrer glatten Muskelzellen. Später dagegen bleibt ihre Dicke hinter der des nicht graviden Uterus zurück.

Eine Anzahl ausgewählter Beispiele mag einen Begriff von der die Mannigfaltigkeit in der Form und Ausbildung der Embryonalanhänge und der Placenta der Säugetiere geben und das Verständnis der beim Menschen beobachteten Verhältnisse anbahnen.

b) Von den Embryonalanhängen im besonderen.

1. Indeciduaten.

Perissodaktylen oder Einhufer.

Pferd. Placenta diffusa.

Tragezeit: Die Stute trägt im Mittel 12 Mondsmonate zu 28 Tagen. Zahl der Jungen: eins, selten zwei; in letzterem Falle werden diese meist nicht ausgetragen.

Über die ersten Entwicklungsvorgänge des Pferdekeimes, der in seiner Entwicklung eine Menge an niedere Säugetiertypen erinnernde

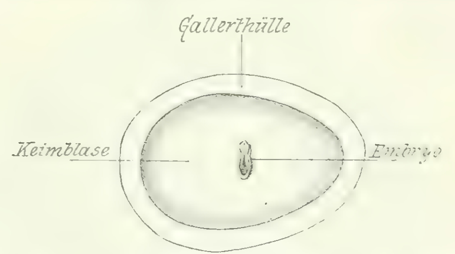


Fig. 136. Pferdekeimblase vom 21. Tage nach der Begattung im optischen Durchschnitt, nach P. Martin. Natürliche Größe.

Verhältnisse zeigt, ist ebenso wenig bekannt, wie über die Zeit, welche die Eizelle nach ihrem Austritte aus dem Ovarium zur Furchung und zur Passage durch den Eileiter braucht. Man schätzt letztere gewöhnlich auf 8—10 Tage.

Die im Uterus angekommene Keimblase bleibt noch verhältnismäßig lange Zeit und bis zu bedeutender Größe kugelförmig. Keimblasen vom 21. Tage schwanken zwischen 1,3—3,5 cm Länge. Sie besitzen ovale Form und liegen als schlaffe, mit Flüssigkeit erfüllte Blasen mäßig gefaltet und frei im Uterus. Eine ca. 4 mm dicke, aus mehrfachen geschichteten Lamellen und netzförmig dazwischen angeordneten Fäden (Gerinnseln?) bestehende Gallerthülle, die wahrscheinlich vom Eileiter abgeschieden wird, und von welcher das gequollene Oolemma

nicht mehr zu unterscheiden ist, umhüllt die Keimblase. Diese Keimblase besteht durchweg aus Ektoblast und Dotterblatt. Mesoblast reicht

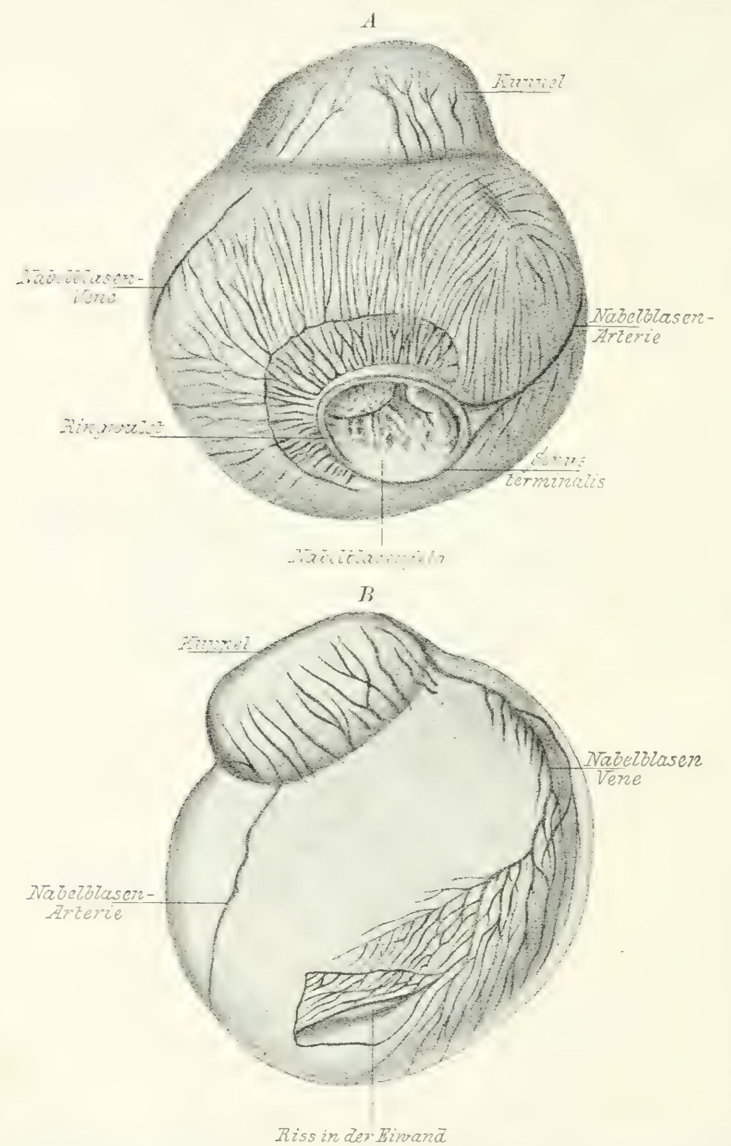


Fig. 137. *A* Fruchtblase des Pferdes von 4,2 cm längstem Durchmesser, 28 Tage nach der Begattung; etwas vergrößert. *B* Dieselbe Fruchtblase von der anderen Seite.

noch wenig über die nächste Umgebung des schuhsohlenförmigen, vier Ursegmente besitzenden Embryos hinaus. Dieser ist quer zur Längsachse des Eies gestellt. Die Amnionbildung zeigt die allerersten Anfänge. Herz und Gefäße fehlen noch vollständig.

Das Exocöl bildet sich sehr langsam aus und spaltet das amniogene Chorion nur etwa bis zum Äquator des Eies ab. Die große, sehr gefäßreiche, am 28. Tage nur mehr von einer Arterie und Vene versorgte Nabelblase bleibt zunächst ebenfalls kugelig und in großer Ausdehnung durch ungespaltenen Mesoblast mit dem Dotterblatt verbunden. Diese Stelle funktioniert vorübergehend als Nabelblasen- oder Dottersackplacenta. Unter Rückbildung ihrer Gefäße schrumpft dieselbe bald narbig ein und bildet ein stark verdicktes, aus schwieligem Narbengewebe bestehendes, am vegetativen Pole gelegenes gerunzeltes Feld, welches von einem ringförmigen Wulste und dem Sinus terminalis umrahmt ist, das Nabelblasenfeld (Fig. 137 *A* u. 138).

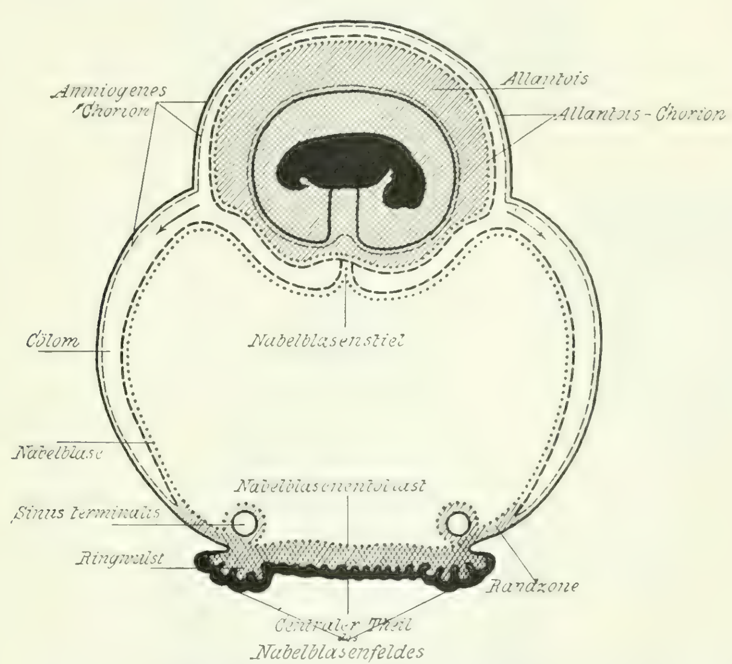


Fig. 138. Schematische Darstellung der Embryonalanhänge in der Fig. 137 abgebildeten Fruchtblase des Pferdes von 28 Tagen. Senkrechter Schnitt durch die Fruchtblase. Der Embryo ist schwarz. — Ektoblast, ... Dotterblatt, - - - - Parietaler Mesoblast, — — — — Visceraler Mesoblast.

Die über dem Äquator gelegene Eihälfte entwickelt sich allein weiter, indem die zwischen dem 24. und 26. Tage auftretende blasenförmige Allantois sich über die rechte Seite des nun vom Amnion umschlossenen und mit seiner linken Seite der Nabelblase aufliegenden Embryos herüberschlägt und pilzhutförmig zwischen amniogenem Chorion und Nabelblase in der Richtung der Pfeile in Figur 138 bis zum Rande des Nabelblasenfeldes vorwächst und das amniogene Chorion in Gestalt einer Kuppel über dem Embryo emporwölbt. Sie bildet dann mit dem amniogenen Chorion verwachsend das Allanto-

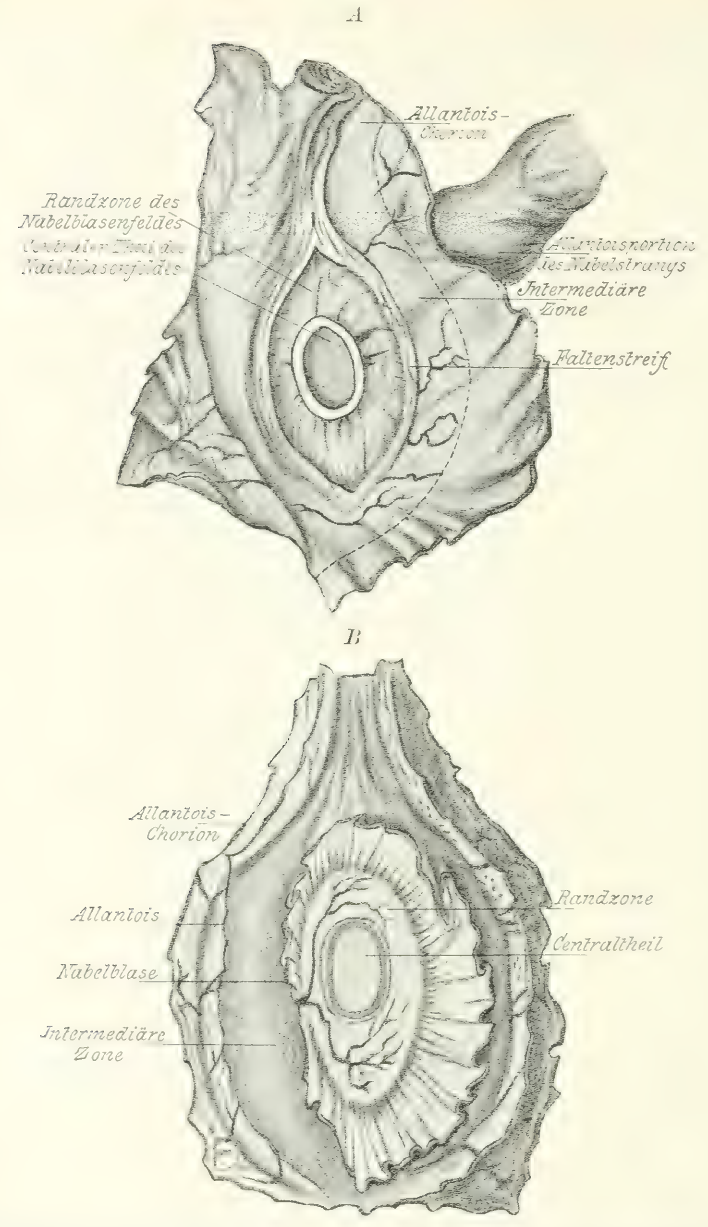


Fig. 139. Gegenpol und Nabelblasenfeld von einer ca. 7 Wochen alten Pferdefruchtblase. Etwa um 1/4 vergrößert. *A* von außen. Die von der Allantois umscheidete Portion des Nabelstranges enthält die große birnförmige Nabelblase. Die punktierte Linie rechts bezeichnet die Umschlagstelle der Allantois auf das amniogene Chorion peripher von der intermediären Zone. *B* von der Innenfläche her. Die Allantois schlägt sich peripher von der intermediären Zone auf die Innenfläche des amniogenen Chorions um und bildet mit ihm das Allantochorion. Die Nabelblase ist quer durchschnitten. Ihr mit dem Chorion verwachsener Grund bildet das Nabelblasenfeld, an welchen man den zentralen Teil und die Randzone unterscheiden kann. Zwischen der Nabelblase und der Allantois besteht die gefäßfreie, nur aus amniogenem Chorion bestehende intermediäre Zone. Vergleiche auch die Fig. 142.

chorion. Am Nabelblasenfeld reicht das Keimblasencölom nur bis in die Nähe der ringförmigen Endausbreitung der Nabelblasenarterie oder des Sinus terminalis, der noch von einer mehrere Millimeter breiten Zone von ungespaltenem Mesoblast, der Randzone (Fig. 139), umrahmt bleibt. Das narbige Nabelblasenfeld ist innen vom Dottersackentoblast, außen von polsterartig verdicktem Ektoblast überzogen. Zwischen beiden liegt ungespaltener, noch Gefäßreste enthaltender, narbig verdickter Mesoblast.

Der Fläche nach hat man am Nabelblasenfeld zu unterscheiden:

1. den innerhalb des Sinus terminalis und des Ringwulstes gelegenen narbigen zentralen Teil und
2. die in seiner Peripherie von der Nabelblasenwand und dem amniogenen Chorion gebildete Randzone (Fig. 139).

Erst in der sechsten und siebenten Woche beginnt die Fruchtblase aus der Form einer 12—14 cm im Durchmesser haltenden schlaffen Hohlkugel sich in einen zweihörnigen Sack umzuwandeln. Die Fruchtblase löst sich auch jetzt noch nach Eröffnung des Uterus leicht durch ihre eigene Schwere von der Uterusschleimhaut ab. Die Allantois ist nun über das Amnion und die Innenfläche des amniogenen Chorions bis zum Gegenpol heruntergewachsen, schlägt sich peripher von dem Nabelblasenfeld auf die Innenfläche des amniogenen Chorions um und verwächst mit ihm (Fig. 142).

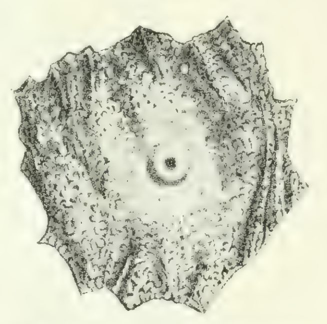


Fig. 140. Flächenansicht des Gegenpols einer ca. 5 Monate alten Pferdefruchtblase von der äußeren Fläche des Chorions her gesehen. Die Abbildung zeigt den narbigen Rest des Nabelblasenfeldes. Natürl. Größe.

Durch diese Anordnung und durch die fortschreitende Rückbildung der bald birnförmig, später spindelförmig werdenden und in zahlreiche Längsfalten gelegten Nabelblase lassen sich am Nabelstrang des Pferdes zwei Portionen unterscheiden, nämlich eine mit dem Nabelstrang unserer übrigen Typen gleichwertige Amnionportion und eine peripher davon gelegene, von der Allantois umscheidete, nur die Nabelblase enthaltende Allantoisportion (siehe Fig. 142). In dem lockeren Allantoisüberzug der Nabelblase verlaufen die stark schraubenförmig gewundenen beiden Nabelarterien und -venen. Der Nabelblasenstiel obliteriert bald; der Urachus bleibt noch offen. In die gelbbräunliche birnförmige Nabelblase springen stark gefäßhaltige, kulissenförmige Längsfalten vor (Fig. 139 *B*). Sie enthält eine eiweißreiche Flüssigkeit und feine nadelförmige Kristalle.

Der zentrale Teil des Nabelblasenfeldes verkleinert sich durch Schrumpfung unter Obliteration der Gefäße und des Sinus terminalis mit Verstreichen des Ringwulstes zu einer kleinen, von einer

rundlichen oder strahligen Schwiele umgebenen Einziehung (Fig. 140). Mit ihr hängt der etwa 2 mm dicke und 3—8 cm lange, in einen bindegewebigen Strang umgewandelte Grund der Nabelblase dauernd zusammen. Bei der Geburt ist letztere zu einem fast durchweg soliden, spindelförmigen, narbigen weißen Strange umgewandelt.

Das Allantochorion wächst zu einem großen, über 1 m langen und 40 und mehr Zentimeter weiten, zweihörnigen Sacke aus, welcher die Uterushöhle bis in die Hornspitzen erfüllt und in ihr nur durch ausgiebige Faltenbildung Platz findet.

Erst von der neunten bis zehnten Woche an entstehen auf den Faltenkämmen des anfänglich zottenlosen Allantochorion zarte gefäß-

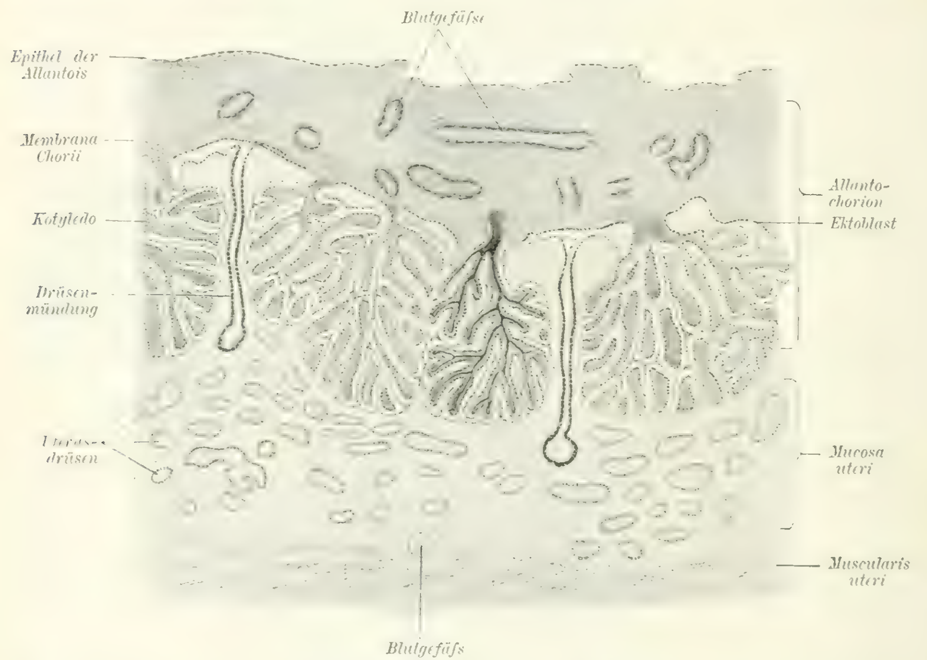


Fig. 141. Schnitt durch das Allantochorion und durch die Mucosa uteri einer Pferdefruchtblase von $9^1/_2$ Monaten. Vergr. ca. 45 : 1.

haltige Zotten, die rasch an Größe zunehmen, sich verästeln und zu ziemlich kompakten, sehr dicht stehenden Zottenbüscheln werden, welche sich dann in die während der Trächtigkeit sich weiter ausbildenden komplizierten Nischen der Uterusschleimhaut einsenken. Auf den einzelnen, diese „Krypten" trennenden Faltenkämmen münden die Uterusdrüsen, welche wie die Schleimhautoberfläche Embryotrophe abscheiden (Fig. 141).

Die Allantoisflüssigkeit enthält fast ausnahmslos eine wechselnde Anzahl platter, rundlicher oder ovaler, bräunlicher oder olivengrüner, wechselnd großer, in maximo 12—15 cm langer Körper, die man mitunter, namentlich die kleineren,

noch durch wechselnd dicke Stiele mit der Allantoiswand festhängen findet (Fig. 142). Es sind das die schon von Aristoteles als **Hippomanes** bezeichneten und im Altertum als Aphrodisiacum mit Gold aufgewogenen Gebilde. Sie gehen aus Einstülpungen der Allantois oder des Allantochorions infolge von übermäßigem Wachstum hervor, schnüren sich schließlich ab und liegen dann frei in der Allantoisflüssigkeit. Diese, übrigens auch bei den übrigen Huftieren mitunter vorkommenden, Abschnürungen bestehen aus strukturloser Grundsubstanz und abgestorbenen Zellenmassen, haben geschichteten Bau und sind mitunter von kugeligen Hohlräumen durchsetzt. Sie enthalten viele Kristalle von phosphorsaurer Ammoniakmagnesia.

Das Amnion des Pferdes ist weit. Seine Epithelschicht zeigt vielfache rundliche käsefarbige Epithelwucherungen. Die Amniosscheide des Nabelstranges ist relativ lang, ihre Insertion am Nabelring setzt sich scharf gegen die Haut ab.

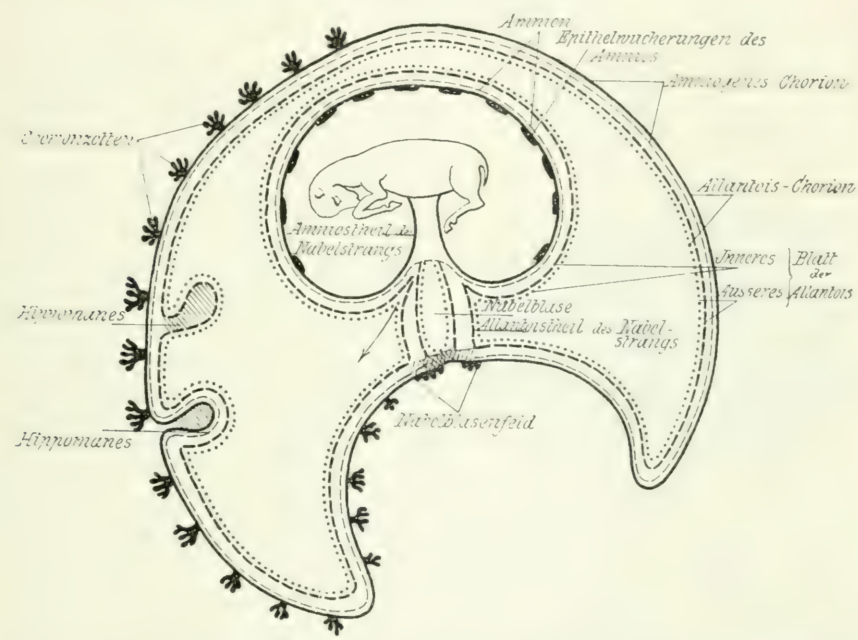


Fig. 142. Schema der Embryonalanhänge des Pferdes. Längsschnitt durch eine ca. 5 Monate alte Fruchtblase. Auf ca. 1/6 verkleinert.

Durch den Besitz einer Gallerthülle und deren verhältnismäßig langes Bestehen, durch die lang erhaltene Kugelform, durch die unvollständige Abtrennung der großen, dem Dottersack der Meroblastier ähnlichen Nabelblase, durch die späte Entwicklung der Allantois und des Zottenchorions zeigt die Fruchtblase des Pferdes sehr primitive, an die niedersten Säugertypen erinnernde Verhältnisse.

Entwickeln sich zwei Fruchtblasen im Uterus, so stülpt sich, wenn dieselben zu einem zweizipfeligen Sacke auszuwachsen beginnen, ein Teil des Chorion des einen in das Chorion des anderen ein. Weder der eingestülpte noch der einstülpende Teil treibt aber Zotten, beide bleiben vielmehr glatt und lange Zeit, vielleicht bis zur Geburt, leicht voneinander lösbar. Gefäßanastomosen zwischen beiden Chorien bilden sich nicht aus. Jedes Chorion besitzt seinen eigenen Kreislauf.

Artiodaktylen oder Paarhufer.

1. Wiederkäuer (Rind, Schaf, Ziege). Placenta multiplex.

Die Zahl der Jungen beträgt beim Rinde und Schafe ein bis zwei, selten mehr, bei der Ziege zwei bis drei, selten mehr.

Die Kuh trägt zehn Mondsmonate und kälbert in der 41. Woche, das Schaf trägt fünf Monate, die Ziege meist einige Tage länger.

2. Schwein. Placenta areolata.

Das Schwein trägt vier Monate und wirft 8—14 Junge, mitunter auch mehr.

Die ersten Entwicklungsstadien der Wiederkäuer- und Schweinefruchtblasen zeigen so große Übereinstimmung, daß beide zusammen abgehandelt werden können.

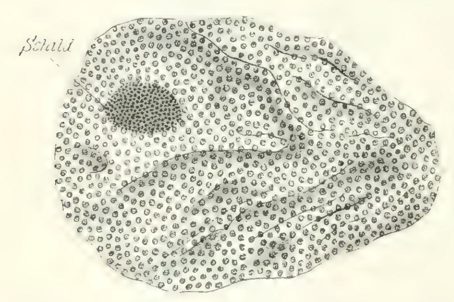


Fig. 143. Keimblase mit Embryonalschild vom Schafe. 13 Tage nach der Begattung. Vergr. 34:1.

Der abgefurchte Keim des Schafes und Schweines muß etwa am achten bis zehnten Tage nach der Begattung in den Uterus kommen. Ich fand beim Schafe und Schweine am 12.—13. Tage Keimblasen von etwa 2 mm oder schon solche in Schlauchform.

In dieser Zeit wächst nämlich die Fruchtblase mit rapider Schnelligkeit zu einem langen spindelförmigen, aus Ektoblast und Entoblast bestehenden, 2—5 mm weiten Hohlschlauch aus, der beim Schafe 50—60 cm, beim Schweinsembryo von 17 Tagen sogar bis zu 1,40 m und darüber lang ist.

Nach meinen Berechnungen wächst die Keimblase des Schafes mehr als 1 cm in der Stunde, die des Schweines noch viel mehr, und man müßte sie mit bloßem Auge wachsen sehen können. Da diese beträchtliche Länge die Ausdehnung der Uterushöhle weit überschreitet, liegen die Keim- und Fruchtblasen der Wiederkäuer in vielfachen quergestellten Fältchen, die des Schweines dagegen zickzackförmig geknickt und nach Art einer Ziehharmonika trotz ihrer erstaunlichen Länge auf den kleinen Raum von wenigen Zentimetern zusammengeschoben.

Später nimmt die Länge mit zunehmender Blähung der Fruchtblase wieder beträchtlich ab. Erst gegen das Ende der Trächtigkeit wächst

die Fruchtblase wieder etwas in die Länge, bleibt aber beim Schweine bedeutend hinter dem oben angeführten Längsmaße früher Stadien zurück.

Während des Auswachsens schnürt sich der Embryonalschild ab. Das Amnion schließt sich sehr früh (beim Schafe zwischen 15. und 16. Tage), und nach völliger Abspaltung des amniogenen Chorions durch das Cölom muß ersteres ebenso wie die Nabelblase entsprechend der Schlauchform der Keimblase einen sehr langen zweizipfeligen Schlauch bilden. Auf der Nabelblase entwickelt sich bald ein Netz von Blutgefäßen, ohne daß es jedoch zur Bildung eines Sinus terminalis kommt. Arterien und Venen stehen vielmehr nur durch Kapillarnetze in Verbindung.

Die Nabelblase bildet sich nach kurzem Bestehen zu einem am 22. Tage noch bis in die Eienden reichenden kleinen Faden zurück, der aber lange vor der Geburt meist vollständig schwindet.

Die Allantois (siehe Fig. 145) ist etwa um den 16. bis 17. Tag als selbständige, wohl abgegliederte, mondsichelförmige, quer zur Längsachse des Embryo gestellte, sehr bald gefäßhaltig werdende Blase deutlich, die rasch mit ihren Enden die Innenfläche des amniogenen Chorions erreicht und sich dann mit ihrer Längsachse parallel zu demselben stellt. Sie nimmt die schwindende Nabelblase in einer Längsfurche auf und wächst bis in die Eienden, die sie etwa am 23.—24. Tage (beim Schafe) erreicht, vor.

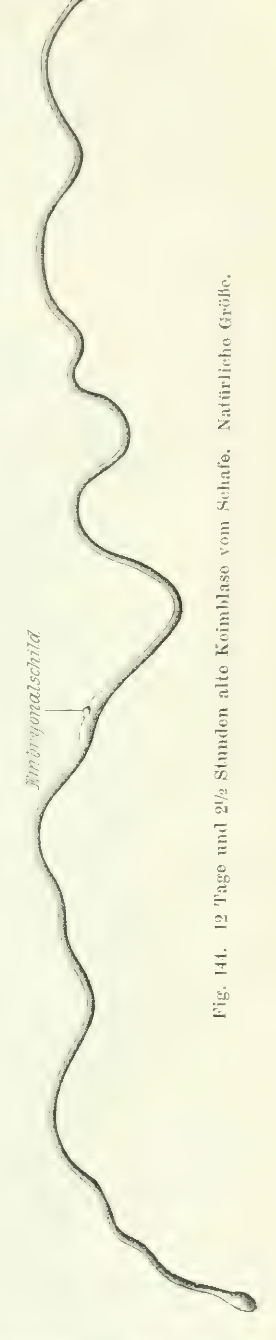


Fig. 144. 12 Tage und 2½ Stunden alte Keimblase vom Schafe. Natürliche Größe.

Die Verwachsung der Allantoisoberfläche mit dem amniogenen Chorion und damit die Bildung des Allantochorions tritt gewöhnlich am 30. Tage ein (Schaf).

Die Gefäßschicht des Allantochorions wird hierzu durch das massenhaft sich entwickelnde Gallertgewebe der Bindegewebsschicht der Allantois von deren Epithelblatt abgehoben und gelangt schließlich auch über den Amniosscheitel, umhüllt das Amnios und schließt sich endlich in Gestalt eines Allantoisnabels (ähnlich wie das Amnion im Amnionnabel) über dessen Konvexität, um auch da mit dem amniogenen Chorion zu verwachsen.

Von diesem Zeitpunkte ab müssen wir die Fruchtblasen des Schafes und Schweines gesondert betrachten.

Das rasche Längenwachstum der Schweinekeimblase verringert sich schon etwa vom 20. Tage ab. Mit zunehmender Weite der Eier werden dieselben zunächst nicht nur relativ, sondern auch absolut kürzer.

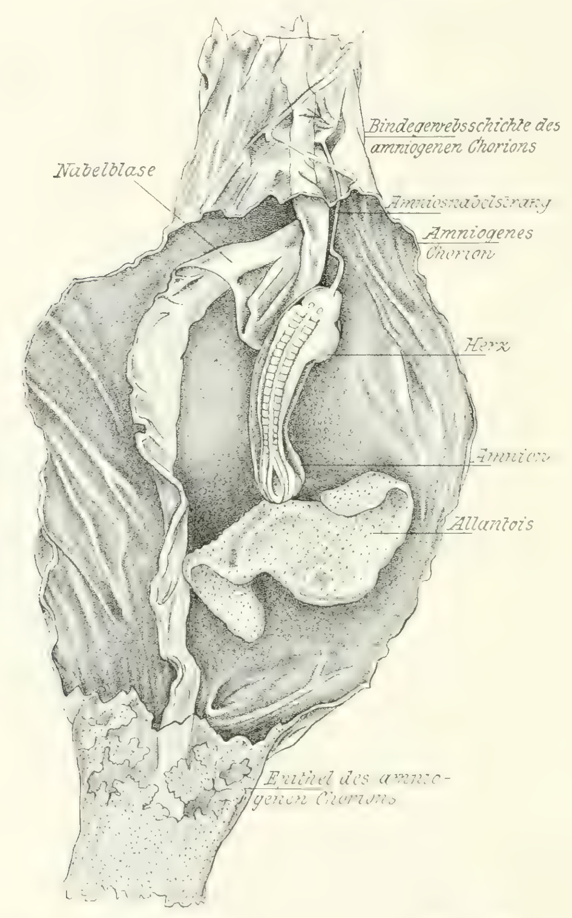


Fig. 145. Fruchtblase des Schafes von 17 Tagen und 22 Stunden. Vergr. 5 : 1. Das amniogene Chorion ist eröffnet, seine ektoblastische Epithelschicht (der Trophoblast) ist in der vor dem Embryo gelegenen Region (in der Figur nach oben) abgefallen, und die aus parietalem Mesoblast bestehende Grundlage des amniogenen Chorions liegt frei. Das den Embryo umhüllende Amnion hängt durch einen langen Amnionnabelstrang noch mit dem amniogenen Chorion zusammen. Die halbmondförmige Allantois liegt quer, die spindelförmige Nabelblase dagegen parallel zur Längsachse der Fruchtblase.

Das Allantochorion faltet sich, und seine Zottenbildung bleibt auf sehr primitiver Stufe stehen, insofern sich auf dem den größten Teil der Fruchtblase bildenden Allantochorion gefäßreiche, meist transversal verlaufende Wülste ausbilden, auf denen sich dann kurze, einfache

oder geteilte, ebenfalls gefäßhaltige Zotten entwickeln. Die Allantoiszipfel bleiben zottenlos (Fig. 146).

So kommt es auf dem Allantochorion zur Bildung von gefäßreichen **Zottenwülsten**, die, durch weniger gefäßreiche Furchen voneinander getrennt, sich in die von reichlichen Gefäßen umsponnenen Nischen der Uterusschleimhaut einsenken. Am Chorion bemerkt man nach dem ersten Monat zahlreiche hellere, knotig verdickte, unter einer kleinen Einsenkung gelegene gefäßlose runde Stellen von ca. 2—4 mm Größe: die **Areolae** oder **Chorionfelder** (Fig. 146 u. 147).

Sie bestehen aus einer Anhäufung von leukocytenhaltigem Gallertgewebe und sind später von radiär um sie angeordneten Zottenwülsten umgeben. Die Gefäße dieser Zotten anastomosieren am Rande der Areola durch einen zierlichen Ring, aus dem ich die abführenden Venen sich in die erwähnte, die Areola markierende Verdickung einsenken und in der tieferen Schichte des Chorions zu gröberen Stämmchen vereinigen sehe.

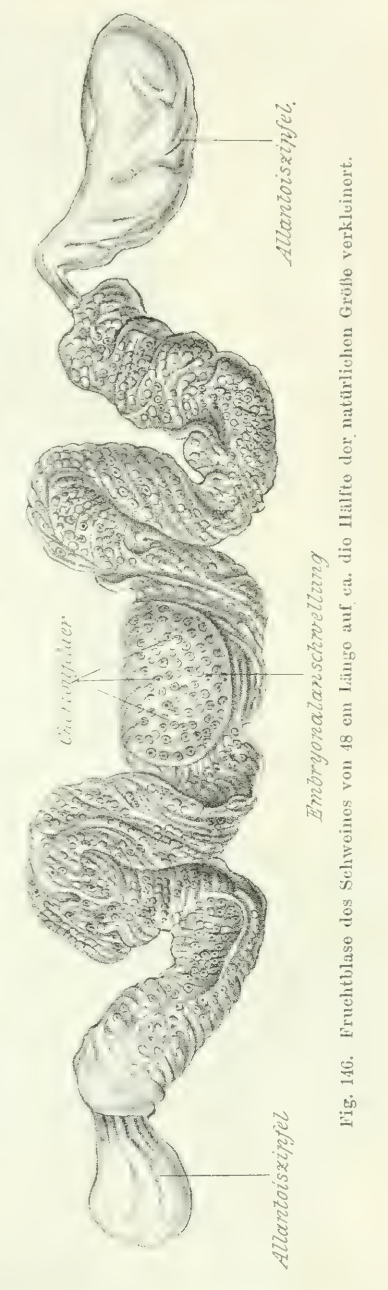


Fig. 146. Fruchtblase des Schweines von 48 cm Länge auf ca. die Hälfte der natürlichen Größe verkleinert.

Den Areolae entsprechend finden sich auch in der Uterinschleimhaut, deren gefäßreiche Falten zwischen die Chorionwülste eingreifen, gefäßarme, glatte, grubenförmige Vertiefungen, auf welchen die vergrößerten und geschlängelten Uterusschläuche ausmünden. Die zwischen diesen Vertiefungen und dem Chorion gelegene Spalte ist mit eiweißhaltiger Flüssigkeit erfüllt (Fig. 148).

Mit zunehmendem Wachstum der Fruchtblasen in die Weite müssen sich natürlich ihre ursprünglichen Zickzackbildungen ausgleichen. Die Eienden treffen aufeinander und stülpen sich gegenseitig ein. In der Folge kommt es dann nicht nur zur Verwachsung benachbarter, in einem Horne gelegener Eier untereinander, sondern es können, wie ich das freilich ausnahmsweise, aber in mehreren Fällen sah, sogar alle im ganzen Uterus vorhandenen Fruchtblasen miteinander verwachsen sein und dann die von ihren Amnien umhüllten Früchte

scheinbar in einem einzigen Chorion liegen, ohne daß es jedoch zu Gefäßverbindungen zwischen den einzelnen Chorien kommt.

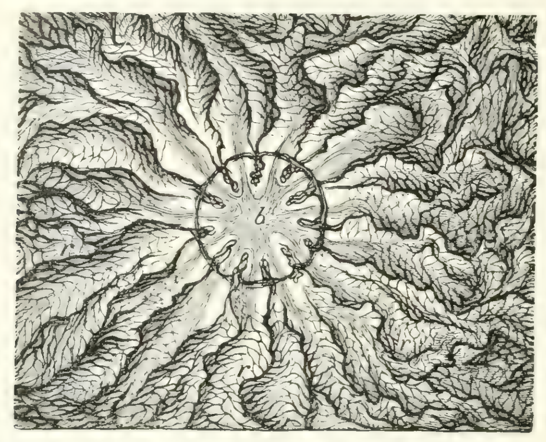


Fig. 147. Injizierte Areola des Schweinechorions, nach Turner. Schwache Vergrößerung. Von der von einem Gefäßring umschlossenen Areola *b* gehen leistenförmige gefäßhaltige Zotten in radiärer Richtung aus.

Der zwischen den Zipfeln zweier benachbarter und ineinander eingestülpter Chorionenden im Uterus befindliche schmutziggrüne Brei besteht aus zerfallenen Zellen, Resten von Blutextravasaten und geronnenem Eiweiß.

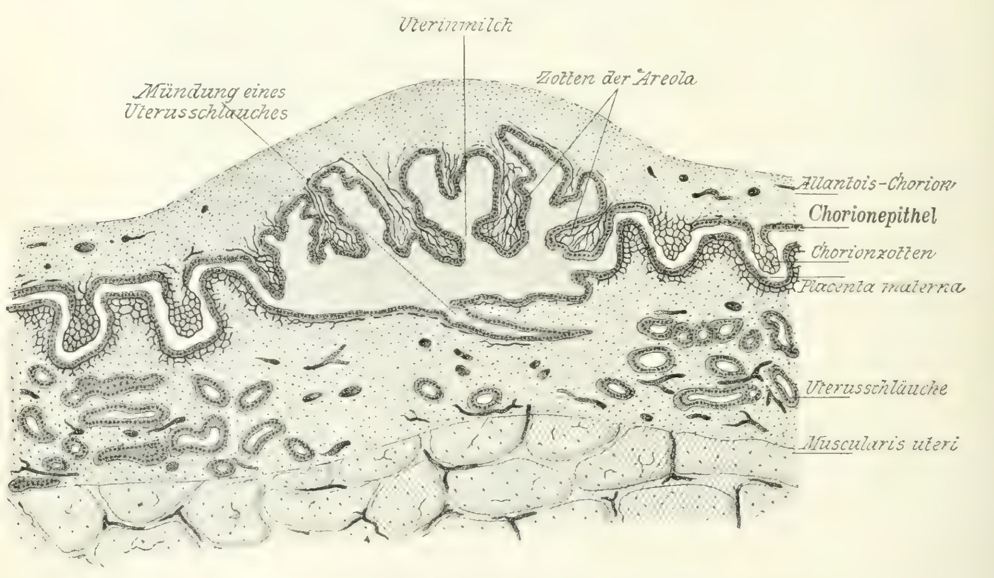


Fig. 148. Querschnitt durch die Uterusschleimhaut und das Chorion des Schweines in der Gegend einer Areola, nach Taffani. Vergr. ca. 50 : 1.

Die Areolae und Uteringruben sollen vorzugsweise nutritive, das übrige die Zottenwülste tragende Chorion dagegen respiratorische Leistungen haben.

Bei den Wiederkäuern entstehen um die Zeit des Amnionverschlusses, und zwar zuerst in der Umgebung des Amniosnabels auf dem amniogenen Chorion im Gebiete des Placentarfeldes, kleine kegelförmige solide Epithelwucherungen. Sie heften die glatte Fruchtblase fester an den Uterus. An dessen Schleimhaut sind in-

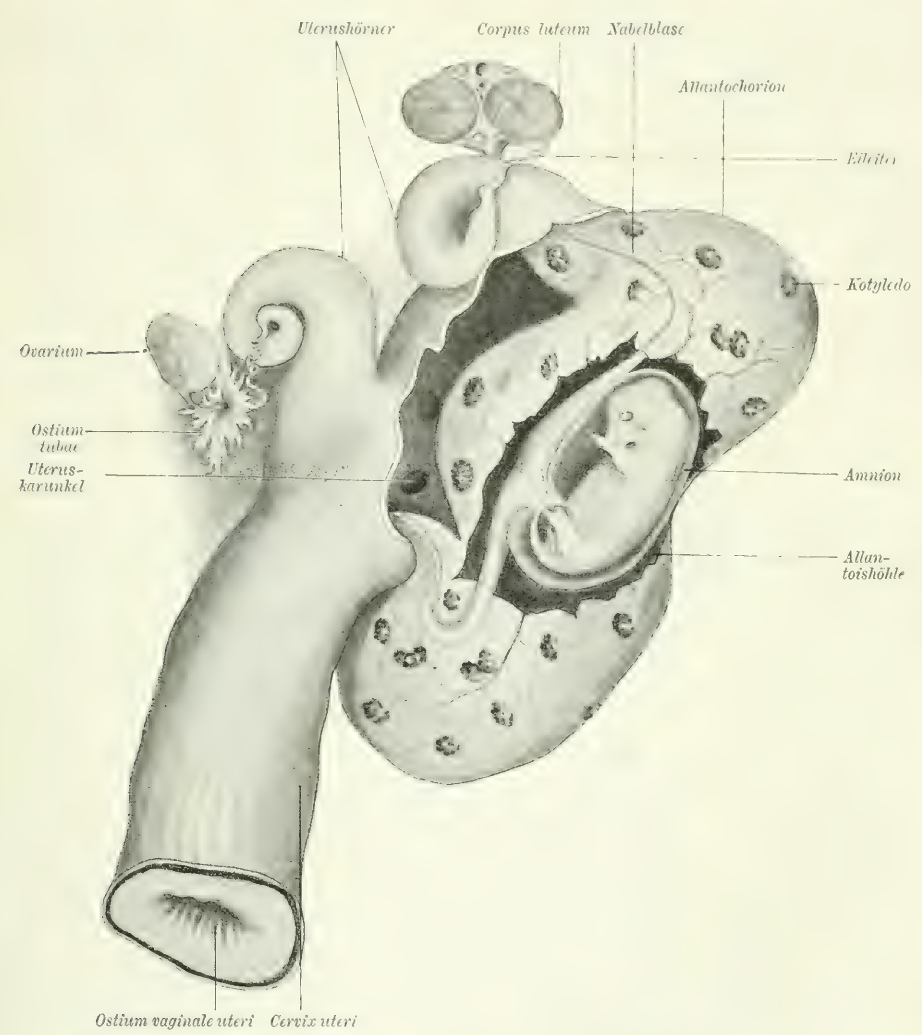


Fig. 149. Eröffneter Uterus mit Fruchtblase vom Schafe.

zwischen die auch im nicht trächtigen Uterus schon bemerkbaren rundlichen Karunkeln allmählich zu napfförmigen, von vielen blindsackförmigen Vertiefungen durchsetzten Organen herangewachsen. Sie geben die Veranlassung, daß an diesen Stellen sich besondere gefäßreiche Faltenbildungen an Stelle der ursprünglichen diffus zerstreuten

Zöttchen entwickeln, die als Kotyledonen in die drüsenlosen Karunkeln einwachsen und Placentome bilden. Die zwischen den Karunkeln gelegene Uterusschleimhaut bleibt glatt.

In späteren Stadien der Trächtigkeit werden die Karunkeln beim Rinde zu etwa 5 cm dicken und 10 cm langen rundlichen oder ovalen gestielten Gebärmutterknöpfen, in welche durch den Stiel zahlreiche Blutgefäße eintreten. Beim Schafe und der Ziege sind die Stiele undeutlich oder fehlen, und die Karunkeln ragen weniger als isolierte Schleimhautbildungen über die Oberfläche vor, sondern werden von der gewulsteten Schleimhaut napfartig umfaßt und heißen deshalb Gebärmutternäpfe.

Nur an den den Uteruskarunkeln anliegenden Stellen des Allantochorions bilden sich Cotyledonen, nicht aber an den Enden der

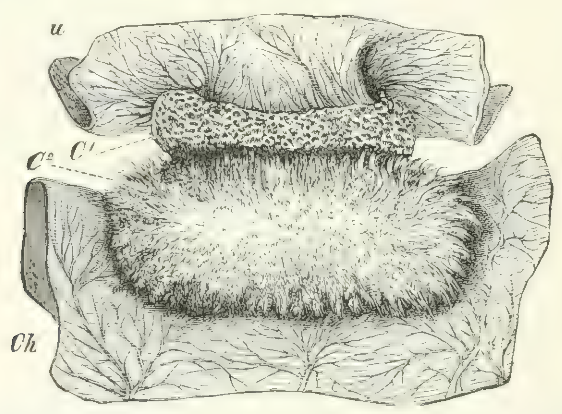


Fig. 150. Kotyledo einer Kuh, nach Colin. u = Uterus, Ch = Chorion, C^1 mütterlicher, C^2 fötaler Teil des Kotyledo. Fötale und mütterliche Teile sind halb voneinander gelöst.

Fruchtblase. Die Verbindung der Kotyledonen mit den Karunkeln ist bei der Kuh noch eine ziemlich lockere; inniger ist sie schon beim Schafe, bei dem die Trennung beider weniger leicht gelingt als bei der Kuh. Beim Schafe sollen während der Geburt, abgesehen von den zur Bildung der Embryotrophe verwendeten Epithelien der Uterusdrüsen, auch Epithelien der Uteruskarunkeln mit dem Chorion abgestoßen werden. Auch der einige Stunden nach der Geburt bemerkbare blutige Ausfluß aus den Geschlechtsteilen des Mutterschafes spricht dafür, daß man es hier mit einer Übergangsform zu den Deciduaten zu tun hat.

Bei Lösungsversuchen kann man die Kotyledonen aus den Karunkeln herausziehen wie die Finger aus einem Handschuh. Am Rande der Kotyledonen ist ein Teil der Zotten nicht in die gefäßhaltigen Krypten der Karunkeln, sondern in eine grünbraune, schmutzig pigmentierte Masse, in Embryotrophe eingesenkt. Zwischen den Kotyledonen findet man.

namentlich bei der Kuh, noch vereinzelte Zottengruppen, welche an die ursprüngliche allgemeine Verteilung der Zotten auf dem Chorion erinnern.

Die Wiederkäuer besitzen also eine charakteristische, multiple, aus einzelnen Placentomen bestehende Placenta.

Zwischen den Karunkeln münden die Uterusdrüsen. In diese wachsen Chorionzotten ebensowenig ein, wie beim Pferd und Schwein.

Das Allantochorion bildet schließlich einen seiner Länge und Weite nach verschieden geräumigen zweihörnigen Sack, dessen Enden man in wechselnder Ausdehnung zuerst mit Flüssigkeit erfüllt, dann aber als käsig aussehende Anhängsel abgestorben findet. An der Grenze dieser abgestorbenen Zipfel biegen die Choriongefäße schlingenförmig um.

Das Absterben betrifft entweder nur das amniogene Chorion und tritt dann schon ein, noch ehe die Allantoiszipfel die Eienden völlig ausfüllen, oder der Prozeß betrifft sowohl die Enden des amniogenen Chorion als auch die Allantoisenden.

Bei Anwesenheit mehrerer Eier stülpen sich zuerst die amniogenen Chorien und bei entsprechender Länge derselben auch die Allantoiden an den Enden gegenseitig ein, bleiben aber noch einige Zeit leicht voneinander trennbar. Erst nach völliger Ausbildung der Allantochorien kommt es zu einer Verwachsung der Fruchtblasen, jedoch ohne Gefäßanastomosen. Die eingestülpten Chorionteile bleiben glatt.

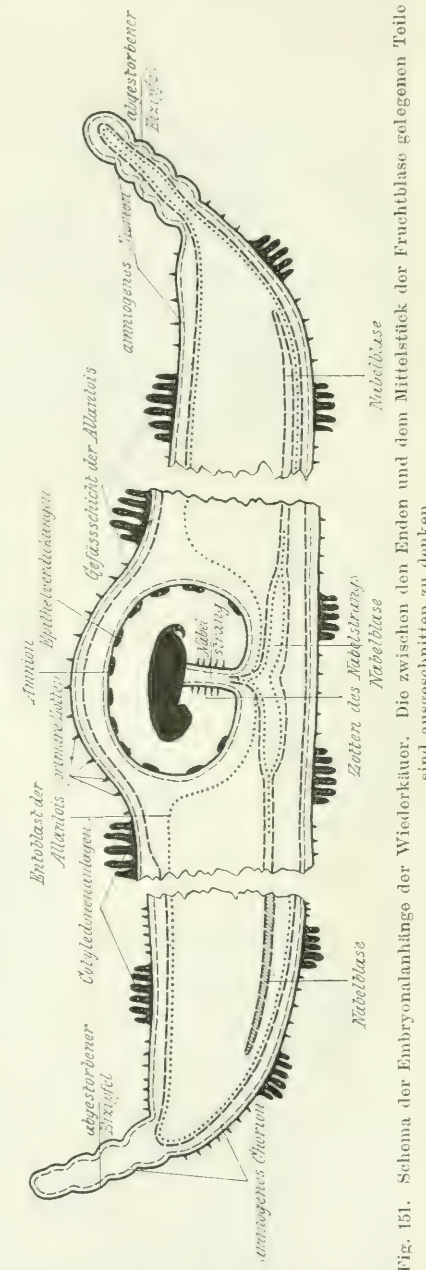


Fig. 151. Schema der Embryonalanhänge der Wiederkäuer. Die zwischen den Enden und dem Mittelstück der Fruchtblase gelegenen Teile sind ausgeschnitten zu denken.

Die Blutgefäßverteilung in den Kotyledonen der Wiederkäuer ist der in den Kotyledonen des Pferdes ähnlich.

Die Embryotrophe

der Huftiere besteht namentlich im ersten Monat aus einer milchartigen (von Aristoteles schon als „Uterinmilch" bezeichneten), später an Masse abnehmenden Flüssigkeit, welche

zahlreiche aus der Schleimhaut ausgewanderte, fettig zerfallende Leukocyten (Schaf), Fetttröpfchen, eigentümliche Stäbchen- und abgeschnürte und zerfallende Drüsenteile als Symplasmaklumpen enthält. Vom zweiten Monate ab werden die Leukocyten spärlicher, die Symplasmaklumpen in den stark erweiterten Drüsen reichlicher. In den Karunkeln kommt es zu teilweisem Epithelzerfall und zu kleinen Blutungen, die auch zwischen den Zottenbüscheln der Equiden nicht fehlen. Die Embryo-



Fig. 152. Senkrechter Schnitt durch den Trophoblast einer 30 Tage alten Fruchtblase vom Schafe im Bereiche einer Kotyledonenanlage. Die Epithelien des Trophoblasts sind mit Fetttropfen und homogenen Körpern sowie eigentümlichen Stäbchen (Eiweißcrystalloide?) erfüllt. Vergr. 300 : 1.

trophe wird bei den Wiederkäuern nicht nur durch die Kotyledonen, sondern auch durch die ganze Chorionfläche aufgenommen.

Am Schafuterus bemerkt man zuweilen eigentümliche tiefschwarze Pigmentierungen. Sie entstehen durch Ansammlung von Pigment aus Blutungen in die Schleimhaut bei der Brunst oder Trächtigkeit. Es wird in Gestalt feiner Körnchen zum Teil von Leukocyten aufgenommen an die Schleimhautoberfläche transportiert.

2. Deciduaten.

Fleischfresser (Placenta zonaria).

Katze: Tragezeit ca. 56 Tage; Zahl der Jungen: 1—8.

Hund: Tragezeit 58—62 Tage: Zahl der Jungen: 1—8, selten mehr.

Die Keime der Katze und des Hundes brauchen 8—10 Tage zur Passage durch den Eileiter und kommen völlig abgefurcht im Uterus an, wo man sie als freie runde oder ovale kristallklare, zum Teil noch von einem von dem Oolemma und einer ihm aufgelagerten Sekretschicht gebildeten Prochorion umhüllte Bläschen findet. Durch Auswachsen zweier im Bereiche des Eiäquators gelegener Stellen[1]) werden sie

[1]) Gewöhnlich bezeichnen die Autoren fälschlich den später von den Chorionzotten überzogenen Teil des Eies als „Äquator“ und die verjüngten glatten Eienden als „Pole“. Im Gegensatze dazu verstehen wir unter Äquator stets den zwischen animalem und vegetativem Pol der Keimblase gelegenen Teil.

zitronenförmig. Das Amnion schließt sich relativ spät in Gestalt einer linearen Naht. Das Exocöl spaltet die große Nabelblase vom amniogenen Chorion ab. Dieses treibt am Placentarwulst beginnend, in einer gürtelförmigen Zone der Placentarzone massenhafte Zöttchen. Nur die verjüngten Enden der zitronenförmigen Fruchtblase bleiben frei von Zotten und glatt.

Dadurch ist die Gürtelform der Placenta foetalis schon sehr früh, etwa Ende der dritten Woche, ausgebildet.

Im Gebiete des Placentarwulstes bemerkt man vereinzelte vielkernige Plasmaklumpen, die aber bald wieder zugrunde gehen. Von der Grundschicht des Ektoblasts geliefert, sind sie entweder die erste Andeutung oder die letzten Spuren einer, z. B. auch beim Igel, wohlentwickelten plasmodialen Deckschicht, die in besonderer Entwicklung uns beim Menschen noch beschäftigen wird.

Fig. 153. Keimblase des Hundes. Vergr. 45 : 1. Die Keimblase und der Embryonalknoten sind vom Oolemma umhüllt. Auf diesem bemerkt man die zottenähnlichen Sekretmassen, welche die Uterusdrüsen auf die Außenfläche des Oolemmas absondern.

Man unterscheidet bei der geschlechtsreifen Hündin kurz vor oder während der Brunst zwei nebeneinander bestehende Drüsenformen: die kurzen „Krypten" und die langen „Drüsen". Der noch nicht geschlechtsreifen Hündin fehlen die Krypten.



Fig. 154. Ovale Keimblase des Hundes (aus dem Prochorion ausgeschält) mit stark konvexem Embryonalschild. Vergr. 20 : 1.

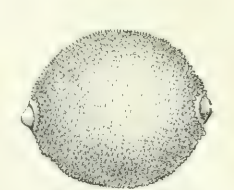


Fig. 155. 3 Wochen alte Fruchtblase der Katze. Vergr. 1 : 1.

Während der Brunst sind die vorher engen Krypten sowie die Drüsen, ähnlich wie auch beim Menschen, stärker geschlängelt und am 18. Tage post coitum in ihren unteren blinden Enden beträchtlich erweitert. Sehr wesentliche Veränderungen zeigt eine Placenta vom 21. Tage nach der Begattung.

Das nun flimmerlose Oberflächenepithel des Uterus ist stark abgeflacht, aber durchweg deutlich von dem Bindegewebe der Uterusmucosa zu unterscheiden. Seine Kerne haben vielfach ihr Chromatinnetz verloren und färben sich sehr intensiv. Ihr Chromatin ist zu einem homogenen oder körnigen Klumpen zusammengeflossen. Scharf umbiegend hängt das Oberflächenepithel mit dem stark verdickten, oft keulenförmigen Epithel der noch offenen Krypten und Drüsen zusammen. Durch Aufquellen der die Mündung umgebenden Epithelien



Fig. 156. Schnitt durch Chorion und Uterus einer 21 Tage trächtigen Hündin. Vergr. ca. 25 : 1. *Ch* = Chorion; *Mc* = Membrana Chorii; *E* Chorionektoblast; *Z* = Chorionzotten; *C* = Compacta; *SB* = Subepitheliale Lage; *Sp* = Spongiosa; *Mu* = Muscularis; *Dr* = Drüsen; *K* = Krypten; Dr_1 = Drüsenkammern; *DD* = Drüsendeckschicht; *DKn* = Drüsenknäuelschicht; *DJ* = Drüseninvaginationen; *G* = Gefäße.

wird der Eingang in die meisten Drüsen und Krypten verschlossen. Die ganze Uterusschleimhaut ist stark durchsaftet, sehr blutreich und von größeren oder kleineren Blutungen durchsetzt.

Das amniogene Chorion legt sich nun der Uterusmucosa an und treibt die ersten zum Teil in offene Drüsen und Krypten sich einsenkenden epithelialen Zottenanlagen. Ebensolche beginnen die geschlossenen Drüsen- und Kryptenmündungen einzustülpen. Man kann nun, mag die Mündung der Drüsen und Krypten noch offen oder schon geschlossen sein, an einem senkrechten Schnitt durch die ganze mütterliche Placentaranlage folgende zum Teil auch für das Verständnis der Placentarbildung des Menschen wichtige Schichten unterscheiden:

1. Die Compacta. Sie besteht unter dem degenerierenden Oberflächenepithel aus den Mündungsstücken der Drüsen und Krypten und dem interstitiellen die Blutgefäße enthaltenden Bindegewebe. Dies bildet dicht unter dem Oberflächenepithel eine besondere, die subepitheliale Lage. Die Compacta enthält stets größere oder geringere Mengen von Leukocyten.

2. Die Spongiosa enthält die stark erweiterten unteren Abschnitte der Krypten, deren Wandung durch zahlreiche Aus-

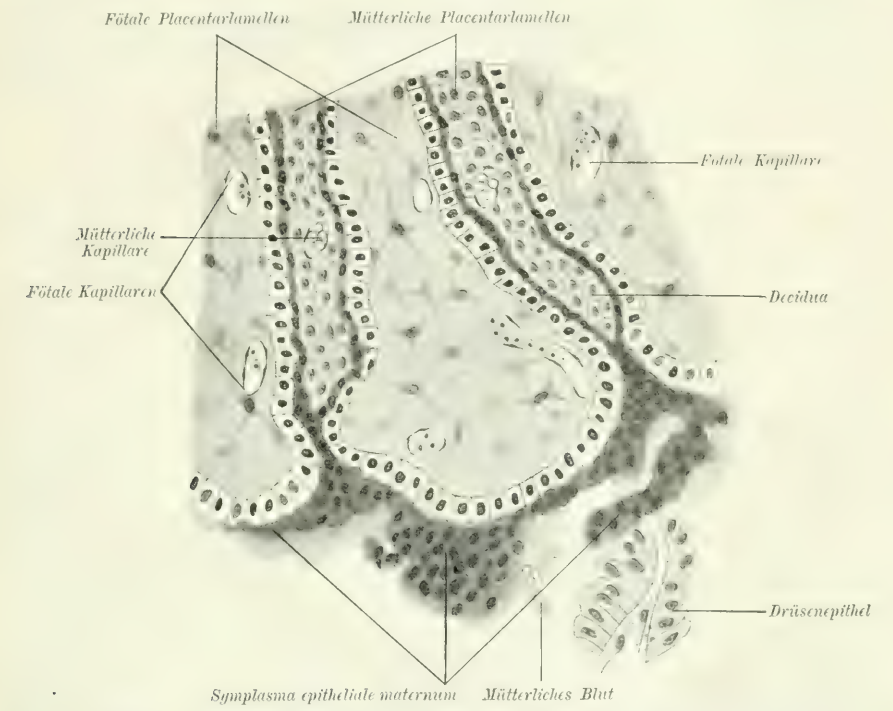


Fig. 157. Senkrechter Schnitt durch die Placenta einer Katze im Gebiet der freien Enden der fötalen Placentarlamellen. Vergr. 300 : 1.

buchtungen uneben erscheint, sowie die von dünnen bindegewebigen Wänden umscheideten stark erweiterten Drüsenräume, welche man als Drüsenkammern bezeichnet.

3. Der Boden der Drüsenkammern ruht auf einer verdickten Bindegewebslage, welche die stark erweiterten, aber noch deutlich voneinander abgrenzbaren Drüsenknäuel, die tiefe Drüsenschicht, enthält. Später verwischen sich die Grenzen der einzelnen Drüsenknäuel, indem sich die erweiterten Drüsenabschnitte dicht aneinander pressen. Man findet dann eine aus den dicht gedrängten Drüsenquerschnitten bestehende Lage, die tiefe Drüsenschicht. Sie wird später durch eine wohl begrenzte, nur von den in die Kammerböden einmündenden stark

gewundenen Drüsenabschnitten durchsetzte Bindegewebslage, die „Drüsendeckschicht", von den Drüsenkammern abgegrenzt.

4. Die tiefe Drüsenschicht ruht direkt auf der Muscularis uteri. Ausnahmsweise reicht auch da und dort ein Knäuel etwas in die Muscularis herein.

Das Epithel des Mündungsstückes der Drüsen und Krypten ist, wie das der ganzen Krypten und Drüsenkammern, stark gequollen und in lebhafter Wucherung begriffen.

Im Gegensatze zu den beim Hunde geschilderten Verhältnissen wandeln sich in den subepithelialen Bindegewebsschichten der Katze ebenso wie in den bindegewebigen Wänden der mütterlichen Placentar-

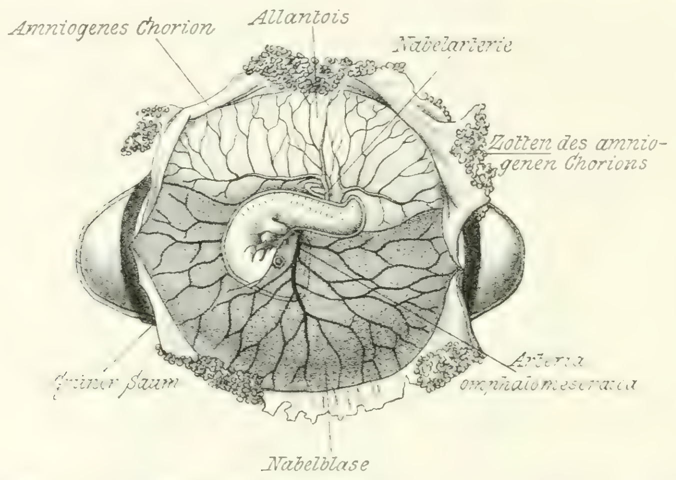


Fig. 158. 25 Tage alte Fruchtblase eines Hundes, nach v. Bischoff. Vergr. 2 : 1. Das amniogene Chorion ist geöffnet. Der stark spiralförmig gekrümmte Embryo ist mit dem Kopfe in die auf seiner linken Seite liegende Nabelblase eingestülpt. Über ihm liegt die Allantois. Der grüne Saum oder das Randhämatom ist sehr deutlich.

lamellen die Bindegewebszellen in typische Deciduazellen (Fig. 157) um, die der Hündin fehlen — ein bemerkenswerter Unterschied in der Placenta so nahe verwandter Tiere.

Ein niedriges, meist nur kubisches Epithel bekleidet die am Kammerboden mündenden Drüsenknäuel. In der tiefen Drüsenschicht ist das Epithel oft noch stärker abgeflacht.

Die Chorionzotten wandeln sich in der Folge zu Falten oder Lamellen um. In der Mitte der Gravidität ragen die Placentarlamellen nach Zerstörung der eingestülpten Drüsenwand und nach Auflösung des sie deckenden Symplasmaüberzuges frei in die Drüsenkammern hinein. Diese enthalten außer schleimartigem Sekret reichliches Fett und den aus dem mütterlichen Symplasma epitheliale und conjunctivum der Drüsenwände bestehenden Detritus, sowie aus den eröffneten Gefäßwänden ergossenes Blut. Das alles bildet eine im Schnittpräparate

auffallende, die Chorionfalten bedeckende Zone, die Detrituszone (Fig. 157).

Man kann nachweisen, wie die Blutgefäße im Bereiche der Placenta materna durch Verdünnung ihrer Wand zu Uteroplacentargefäßen werden. In den nun stark erweiterten Blutgefäßen der Kammerwände kommt es zu Stasen. Nach Abschilferung des Epithels werden das Bindegewebe der Kammerwand und die Gefäßwände aufgelöst. Der Inhalt der Gefäße mischt sich nun in größeren oder kleineren Mengen roter Blutkörper dem Kammerinhalt bei. Die roten Blutscheiben werden hier ebenfalls aufgelöst, oder sie werden ebenso wie das Fett und die Chromatinbröckel von den Epithelien der Chorionzotten noch

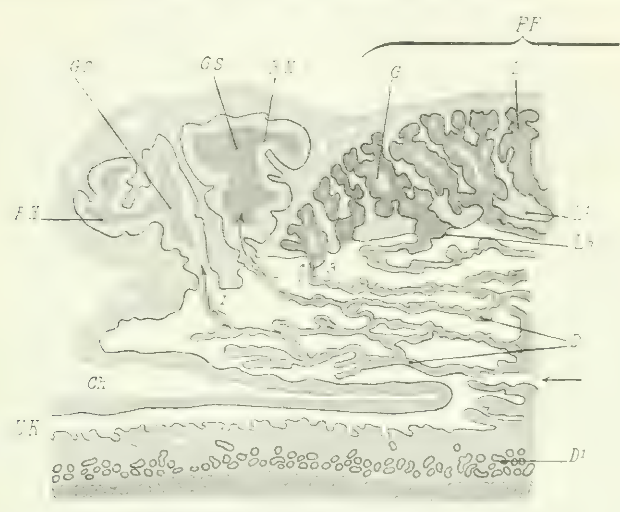


Fig. 159. Halbschematischer Schnitt durch den Placentarrand einer Hundefruchtblase nach Ausbildung des Randhämatoms. Mit Zugrundelegung einer Abbildung von Duval. Vergr. ca. 10 : 1. *GS* = grüner Saum oder Randhämatom. *RH* = mütterliches zwischen Chorion und Decidua am Placentarrande ergossenes Blut. *CH* = gefaltete glatte Chorionkoppel. *PF* = Placentarfeld = Placenta zonaria. *L* = mütterliche Placentarlamellen. L_1 = fetale Placentarlamellen. *LB* = Duvals Grundschicht. *G* = mütterliche Gefäfse. *D* = Drüsenkammerwände. *UK* = Uteruskammer. D_1 = Drüsenknäuelschicht. *1, 2, 3* Uterusdrüsenkammern, die an das Randhämatom grenzen: bei *1* und *2* sind die Kammerwände von der Placenta fetalis zerstört, bei *3* ist die Wand mit der zugehörigen mütterlichen Placentarlamelle noch intakt.

in Substanz aufgenommen. Ein an Eosinpräparaten am freien Ende der Chorionepithelien auffallender roter Saum deutet auf Aufnahme gelösten Hämoglobins.

Bald, nachdem sich das amniogene Chorion an die Uterusschleimhaut angelegt hat, werden die Fruchtkammern auch äußerlich als Auftreibungen des Uterus sichtbar. Ihre die Fruchtblase bergenden Höhlungen kommunizieren zunächst noch mit den Lichtungen der Zwischenstrecken. In der Kammer verlieren die Fruchtblasen der Katze im Gegensatze zu denen des Hundes rasch ihre Zitronenform. Ihre beiden etwas ausgezogenen glatten Enden, die Chorionkuppeln,

stellen ihr Längenwachstum ein und wandeln sich unter Zunahme des zwischen ihnen liegenden gürtelförmigen Zottenbezirkes gleichsam zu konvexen Deckeln des jetzt tonnenförmigen Eies um.

Bei Hund und Katze kommt es in der Placenta zu wiederholten physiologischen Blutungen aus den Uteroplacentargefäßen. Am auffallendsten sind diese Verhältnisse am Placentarrand, wo durch sie das ringförmige Randhämatom (Fig. 158 u. 159) gebildet wird und durch Verfärbung des Blutfarbstoffes beim Hunde der grüne, bei der Katze der braune Placentarsaum der Autoren entsteht. Die ganze Masse (Blut, grüner oder brauner Farbstoff, Hämoglobinkristalle) liegt stets zwischen Trophoblast und Uterusschleimhaut und reicht teil-

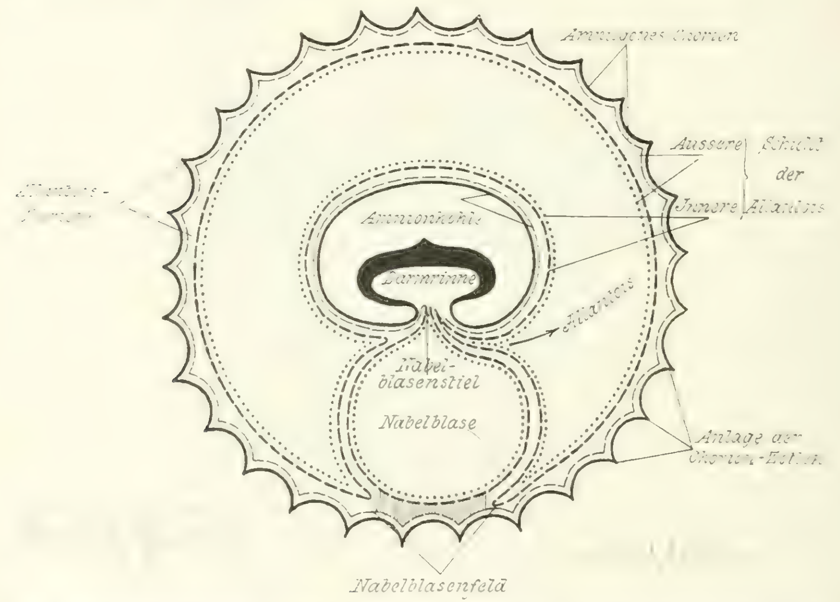


Fig. 160. Schema der Embryonalanhänge des Hundes auf einem senkrechten Querschnitt durch die lange Achse der Fruchtblase. Mit einigen Abänderungen, nach v. Bischoff. Die Decidualhülle ist nicht abgebildet.

weise bis in die Uterusschläuche hinein. Der Trophoblast der Chorionzotten ist bis in die späteste Zeit der Trächtigkeit mit diesem Farbstoff und beim Hunde mit aufgenommenen roten Blutscheiben geradezu vollgestopft.

Bei den marderartigen Raubtieren finden solche Blutergüsse nicht am Placentarrande und nicht in Ringform, wie in Fig. 158, sondern in beutelartige Einstülpungen des Chorions statt.

Bei den Raubtieren wird also nicht wie bei den indeciduaten Huftieren nur eine zwischen Uterusepithel und Chorion gelegene Embryotropheschicht, sondern auch mütterliches Schleimhautgewebe und das Blut der

Mutter zur Nahrung des Embryos verwendet. Die mütterliche Placenta wird während der Trächtigkeit bis in die Nähe der Drüsendeckschicht durch die Placenta fetalis aufgefressen.

Die durch diesen Zerstörungsprozeß erleichterte Ablösung der Placenta materna bei der Geburt erfolgt in einer dicht über der Drüsendeckschicht gelegenen Fläche. Alles, was über dieser Fläche liegt, ist



Fig. 161. Eröffnete Fruchtblase des Hundes kurz vor dem Wurfe, etwas verkleinert.

also Decidua oder Placenta uterina. Durch Wucherung des Bindegewebes und des Epithels der tiefen Drüsenschicht wird die bei der Geburt entstehende Wundfläche wieder überhäutet.

Die durch das Cölom nur unvollständig vom amniogenen Chorion abgespaltene Nabelblase bleibt in Gestalt eines vascularisierten, als Dottersackplacenta funktionierenden „Nabelblasenfeldes" oder Omphalochorions mit dem amniogenen Chorion in Zusammenhang (Fig. 160). Ein Sinus termalis wird auf der Nabelblase nicht ausgebildet. Da die Fruchtblase zitronen- oder tonnenförmig ist, muß auch die große Nabelblase diese Form wiederholen (Fig. 161). Die Allantois legt sich ins Cölom einsprossend dem amniogenen Chorion zu-

erst in einem scheibenförmigen Bezirk an und vascularisiert dessen Zotten. Erst allmählich wächst sie, ähnlich wie beim Pferde, zuerst pilzhutartig, dann in einem gürtelförmigen Gebiete von rechts her über den vom Amnion umschlossenen, auf der großen Nabelblase liegenden und mit seinem Kopfende tief in die äußere Nabelblasenfläche sich einstülpenden Embryo herüber und vascularisiert das ganze zottentragende, gürtelförmige Gebiet des amniogenen Chorions (Fig. 159). Später erfüllt sie auch noch die placentafreien Enden der Fruchtblase. Die Ränder des Nabelblasenfeldes werden am spätesten von der vorwachsenden Allantois erreicht, und die Allantoisränder schließen sich dann unter der Nabelblase (Fig. 160). Damit wird also nicht nur der vom Amnion umschlossene Embryo, sondern auch die Nabelblase, ähnlich wie beim Pferde, schließlich von der Allantois umscheidet werden müssen.

Die große Nabelblase besteht beim Fleischfresser bis zur Geburt als gefäßreicher, später aber nicht mehr in die Enden der Fruchtblase reichender Sack.

Auch die Enden der Fruchtblase werden schließlich von einem im Gegensatze zur Placenta materna nur dünnen und durch den Mangel von Uterusdrüsen ausgezeichneten Decidualüberzug, der schließlich die Eikammern gegen die Zwischenstücke abschließt, umhüllt.

Die Placentarzone nimmt gegen Ende der Trächtigkeit, während sich die Eienden wesentlich vergrößern (Fig. 161), relativ bedeutend ab und beträgt bei der Geburt nur noch etwa $^1/_5$ der ganzen Eilänge.

Nagetiere.

Kaninchen. Placenta discoidea. Tragezeit: 4 Wochen; Zahl der Jungen: 4—8 und mehr.

Als Beispiel einer Fruchtblase mit scheibenförmiger Placenta (Placenta discoidea) mag eine summarische Beschreibung der allerdings noch nach vielen Seiten hin strittigen Art der Placentabildung des Kaninchens dienen.

Die sich furchenden Keime passieren in 3—4 Tagen den Eileiter. Sie gelangen, noch von dem Oolemma und einer auf deren Außenfläche seitens der Eileiterschleimhaut abgelagerten Gallertschicht, also von einem Prochorion umhüllt, in Form kugelrunder Keimblasen in den (Fig. 28 *C*) Uterus.

Durch das Exocöl wird dann eine große kugelförmige, gefäßhaltige, mit deutlichem Sinus terminalis versehene Nabelblase nur bis zum Äquator der Fruchtblase abgespalten. Ihre untere Hemisphäre bildet, ohne Mesoblast und Gefäße zu enthalten, ein aus Ektoblast und Dotterblatt bestehendes Nabelblasenfeld (den Rest der Keimblase). Das amniogene Chorion reicht nur bis zum Äquator (Fig. 162). In die Wand der oberen Nabelblasenhemisphäre stülpt sich das vom

Amnion umschlossene Kopfende des Embryos, ähnlich wie bei den Fleischfressern und allen Tieren mit großer kugelförmiger Nabelblase, tief ein. Das Amnion schließt sich relativ spät mit linearer Naht. Die Allantois bleibt relativ klein und legt sich nur an einer kreisförmigen Stelle dem zottentragenden amniogenen Chorion an, welches sie vascularisiert und damit die scheibenförmige Placenta fetalis bildet. Zwischen ihr und dem Sinus terminalis besteht demnach wie beim Pferde, aber in größerer Ausdehnung und bleibend, eine Randzone um das Nabelblasenfeld (Fig. 162). Zwischen Nabelblase, Amnion und Allantois sammelt sich eiweißhaltige Flüssigkeit an.

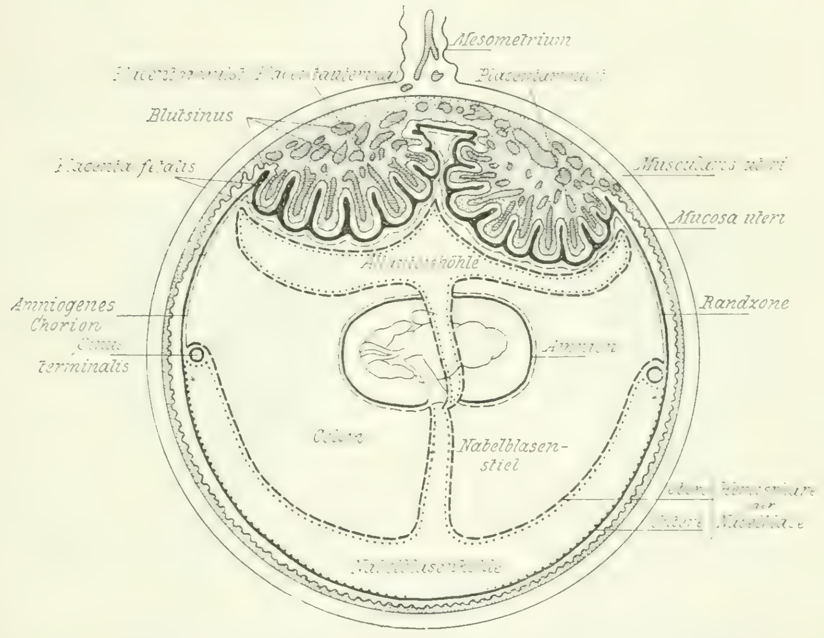


Fig. 162. Schema der Embryonalanhänge des Kaninchens. Zwischen × — × unterhalb der Querschnitte des Sinus terminalis liegt das große bis zum Äquator der Fruchtblase reichende Nabelblasenfeld oder das Omphalochorion. Über dem Querschnitt des Sinus terminalis liegt die nur aus amniogenem Chorion bestehende Randzone.

die zusammen mit dem heranwachsenden Embryo die obere Nabelblasenhemisphäre gegen die untere einbuchtet und damit die Nabelblasenhöhle spaltförmig verengt.

Die untere stets gefäßlose Nabelblasenhemisphäre schwindet später. Dann liegt die obere Nabelblasenwand mit ihren Gefäßen der Uteruswand dicht an und nimmt von ihr Nährmaterial auf.

Die Placentarstelle befindet sich an der mesometralen Uterusseite, wo die Keimblasen zwischen stark vorspringenden Längsfalten der Schleimhaut liegen.

Noch ehe sich das Amnion schließt, entsteht um das Hinterende

des Embryos herum, auf der Keimblase, ein deutlicher Wulst aus einer plasmodiumartigen Ektoblastmasse (Deckschicht des Ektoblasts), in dessen Gebiete noch vor dem Verschlusse des Amnions die Verlötung der Fruchtblase mit dem Uterus eintritt. Die Grundschicht des Ektoblasts besteht aus scharf konturierten Zellen. Das Plasmodium geht aber nach verhältnismäßig kurzer Zeit wieder, ähnlich wie beim Hunde, zugrunde.

Von manchen Autoren wurde dieses Plasmodium von dem Uterusepithel abgeleitet. Der Nachweis, daß sich dieses Plasmodium vor der Anlagerung der Keimblase an die Uterusschleimhaut noch innerhalb des Prochorions bildet, zeigt, daß das Plasmodium nur vom Trophoblast gebildet sein kann.

Der Uterus besitzt nur eine, nämlich die gewöhnliche Form, von Uterusschläuchen.

An der mesometralen Seite entsteht aus den erwähnten Längsfalten durch Bindegewebs- und Gefäßwucherung in der Uterusschleimhaut der mütterliche Placentarwulst. Er bildet die Placenta uterina oder materna und ist durch eine tiefe Furche in zwei wulstartige Teile gesondert. Das Oberflächenepithel des Uterus und das der Drüsenmündungen geht in diesem Gebiete unter Symplasmabildung zugrunde.

Die fetalen Zotten wandeln sich wie beim Hunde in mäandrisch gefaltete gefäßhaltige Blätter um, die tief in die mütterliche Placenta eindringen. Das mütterliche Blut zirkuliert in dünnwandigen, von einem Syncytium angiotheliale begrenzten Röhren, welche den Angiothelröhren der fetalen Gefäße dicht anliegen.

In der Umgebung der enorm gewucherten und große Blutsinus bildenden mütterlichen Gefäße, in welche die Chorionzotten eintauchen, findet man mit glykogenen Massen erfüllte, aus Bindegewebszellen entstandene Deciduazellen. Sie bilden einen Hauptbestandteil der Placenta uterina, sind groß, rundlich mit deutlichem Kern und können, wenn man ihre Herkunft nicht kennt, leicht mit Epithelien verwechselt werden. Auch beim Kaninchen geht außer Oberflächenepithel des Uterus ein großer Teil des Drüsenepithels zugrunde. Über die Bildung der verschiedenen Symplasmamassen gehen die Anschauungen noch weit auseinander. Die sinuösen Bluträume besitzen nach den einen ein deutliches Angiothel. Nach einer anderen auch von mir geteilten Ansicht ragen die Zotten des Chorions das Angiothel durchbrechend schließlich frei in die mütterlichen Blutlacunen herein.

Kurz vor dem Wurfe regeneriert sich das Uterusepithel von dem die Placenta begrenzenden Teil der Fruchtkammer aus. Es schiebt sich vom Rande her unter die bei den Nagetieren zu einem gefäßführenden Stiel umgewandelte Basis der Placenta. So wird die Placentarstelle sofort nach der Geburt wieder mit Epithel gedeckt, und die Tiere werden alsbald wieder brünstig.

Primaten.

Mensch. Placenta discoidea.

Schwangerschaftsdauer zehn Mondsmonate zu 28 Tagen. Zahl der Kinder gewöhnlich eins. In Ausnahmefällen aber auch zwei und mehr. Als Maximum sind einmal Sechslinge beschrieben.

a) Decidua.

Die Menstruationsveränderungen der Uterusschleimhaut führen im Falle der Befruchtung zur Deciduabildung. Die Decidua verliert sich allmählich gegen den Eileiter zu, hört dagegen mit scharf gezacktem Rande am inneren Muttermunde auf. Bei Eröffnung eines graviden menschlichen Uterus aus der zweiten Woche der Schwanger-

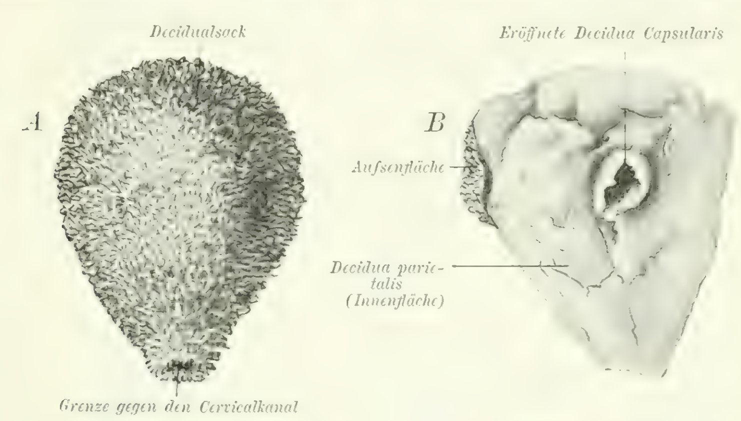


Fig. 163. *A* Durch Fehlgeburt angeblich Ende der 2. Schwangerschaftswoche ausgestoßener Decidualsack. *B* Derselbe von vorn eröffnet. Natürliche Größe.

schaft wird man die Keim- oder Fruchtblase vergeblich in der Uterushöhle suchen. Sie liegt vielmehr in der Uterusschleimhaut eingebettet, und die Stelle ihrer „Implantation" ist in frühen Stadien nur mit Mühe oder gar nicht zu finden, wenn man nicht das ganze Präparat in Serienschnitte zerlegt. Erst vom Ende der zweiten Woche ab markiert sich die Stelle, welche die Fruchtblase enthält, deutlicher als eine kleine Schleimhautauftreibung.

Es ist noch eine offene Frage, ob die Implantation der Fruchtblase auf dem Wege des exzentrischen oder interstitiellen Entwicklungstypus zustande kommt. Im ersten Falle müßte die Höhle der Decidualkapsel, welche im Gegensatze zu der übrigen Decidualtapete der Uteruswand, der Decidua parietalis (Decidua vera d. Autoren), Decidua capsularis heißt, wenn auch nur vorübergehend mit Uterus-

epithel bekleidet sein. Dies ist aber nicht der Fall. Es wird deshalb angenommen, daß sich der Keim des Menschen, vielleicht noch im Stadium der Furchung, ähnlich wie bei dem Meerschweinchen oder der Zieselmaus durch das Uterusepithel in die Schleimhaut einfrißt. Der

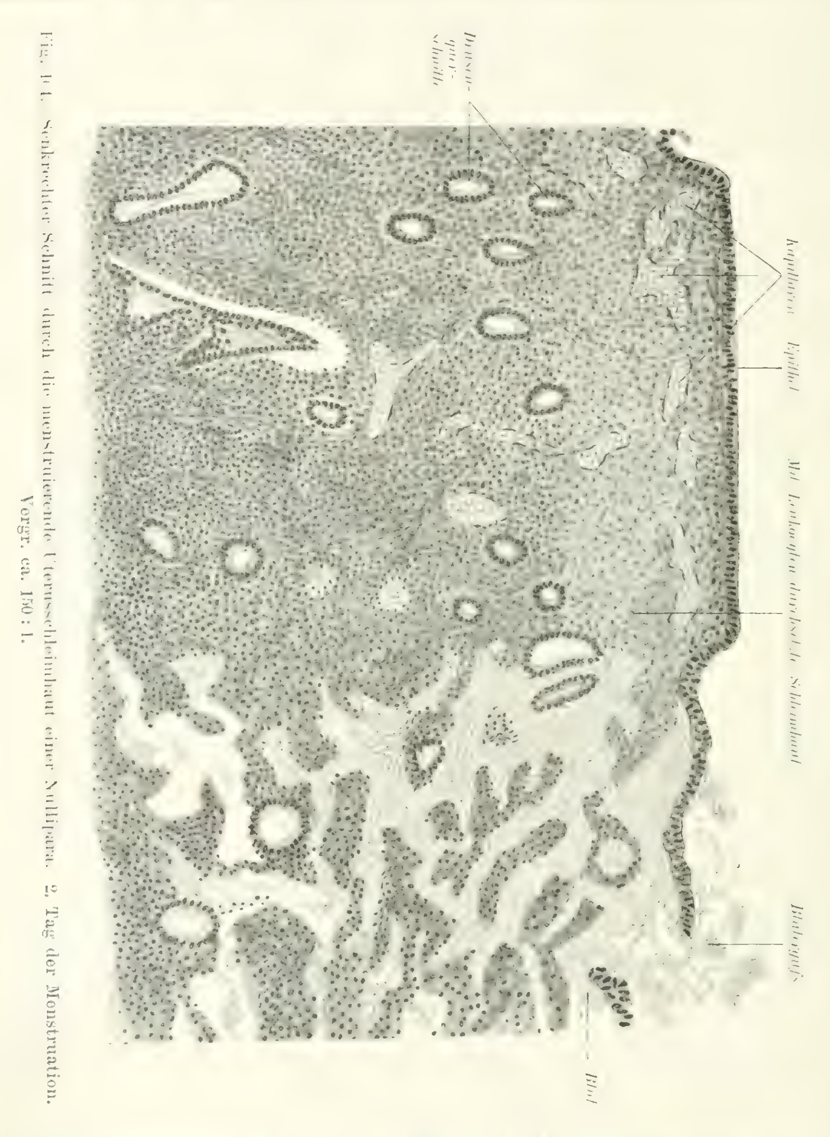


Fig. 104. Senkrechter Schnitt durch die menstruierende Uterusschleimhaut einer Nullipara. 2. Tag der Menstruation. Vergr. ca. 150 : 1.

Ort der Implantation ist an keine bestimmte Stelle gebunden und kann abnormerweise sogar schon im Eileiter erfolgen (Eileiterschwangerschaft). Der Boden der Decidua capsularis, welche die Fruchtblase umkapselt, wird als Decidua basalis (D. serotina) bezeichnet. Diese wird in der Folge zur Placenta uterina umgewandelt. Der frei

in den Uterus vorspringende Pol der Deciduakapsel zeigt in der dritten Woche eine gefäß- und drüsenlose Stelle, die Narbe. Bei den jüngsten bekannten Entwicklungsstadien findet sich an ihrer Stelle ein aus Farbstoff, Blut und abgestoßenen Zellen gebildeter pilzhutförmiger Pfropf, das Schlußcoagulum (Fig. 166), welches später in junges Bindegewebe umgewandelt wird.

Die gesamte aus Decidua parietalis, capsularis und basalis bestehende, bei einer Fehlgeburt mit der Fruchtblase ausgestoßene Decidua nennt man den Decidualsack.

Die Bildung der Decidua geschieht durch Verdickung der schon während der Menstruation äußerst blutreichen Schleimhaut. Beim Beginne der Schwangerschaft bis zu 1 cm dick, verdünnt sie sich jedoch wieder von dem Zeitpunkte ab, wo die Decidua capsularis um die wachsende Fruchtblase derart an Größe zunimmt, daß sie die Uterushöhle auf eine enge Spalte reduziert. Schließlich berührt die Außenfläche der Decidua capsularis die Innenfläche der Decidua parietalis und verwächst mit ihr. Beide werden dann mit Ausnahme der Decidua basalis durch den Druck der wachsenden Fruchtblase so sehr verdünnt, daß ihre Dicke nur noch 1—2 mm beträgt. Man kann das Stadium der Decidualverdickung als Stadium der Evolution dem der Verdünnung oder Involution der Decidua gegenüberstellen.

Das Evolutionsstadium der Decidua kennzeichnet sich außer der schon bei der Menstruation (Fig. 164) betonten Infiltration mit Leukocyten noch durch das Längenwachstum der Drüsen unter gleichzeitiger Erweiterung ihrer Mündungen und Mittelstücke. Die trichterförmig erweiterten Drüsenmündungen bedingen das siebförmig durchlöcherte Aussehen der jungen Decidua im Flächenbild. Im Bereiche der Mündungsstücke der Drüsen ist die Schleimhaut sehr kern- und zellenreich. Diese Zone entspricht der schon bei den Tieren, z. B. bei der Hündin, erwähnten kompakten Lage, der Compacta und der subepithelialen Bindegewebsschicht. Unter der Compacta liegt die durch beträchtliche Erweiterung der Drüsenmittelstücke und Verdrängung des Bindegewebes bedingte Drüsenkammerschicht oder Spongiosa (Fig. 165). Die Endstücke der Drüsen bleiben enger und sind stark geschlängelt.

Das viele Fetttröpfchen enthaltende Epithel der Uterusschleimhaut hat schon während der Menstruation seine Flimmerhaare verloren und geht in der Folge zugrunde. Auch in den Drüsenmündungen und -kammern folgt auf eine Proliferationsperiode sehr bald ausgiebige Degeneration. Etwa in der Mitte der Gravidität findet man in den Drüsenkammern gequollenes und abgestoßenes Epithel in allen Stadien des Zerfalles. Nach Verwachsung der Decidua capsularis mit der parietalis schwinden in dieser die Drüsen bis auf die blinden, oft tief

in die Uterusmuskulatur hineinreichenden Drüsenenden, in welchen das Epithel sich dauernd erhält.

Die Bindegewebszellen der Decidua vermehren sich namentlich in der Compacta und wandeln sich zu den großen rundlichen oder durch gegenseitigen Druck polyedrisch gewordenen Deciduazellen um.

In der Cervicalschleimhaut bilden sich keine Deciduazellen, nur die Drüsen vergrößern sich während der Gravidität.

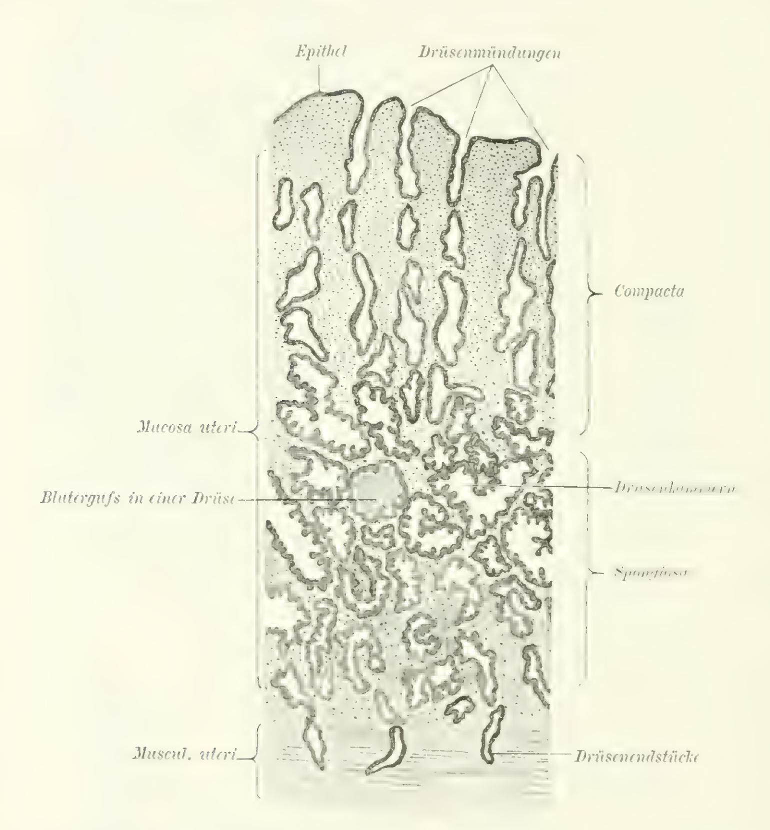


Fig. 165. Senkrechter Schnitt durch die Decidua graviditatis vom Beginn der Schwangerschaft. Halbschematisch aus zwei Präparaten von Prof. Dr. Ph. Jung kombiniert. Vergr. ca. 20 : 1.

In dem sechsten bis siebenten Schwangerschaftsmonate wird dann ein vollkommener Schwund der Decidua capsularis unter Verödung ihrer Blutgefäße bei gleichzeitiger Verdünnung der D. parietalis beschrieben.

Vom sechsten Monate ab bildet demnach die Decidua parietalis (natürlich mit Ausnahme der zur Placenta materna gewordenen Basalis) nur noch eine dünne Haut um das Chorion. Nach Durchschneidung der stark verdünnten Muskelwand des Uterus gelangt man nach

Durchtrennung der Decidua, des Chorion und Amnion direkt in die Amnionhöhle. (Das weitere Verhalten der Decidua siehe unter Placenta materna und bei Geburt.)

b) Embryonalanhänge.

Der menschliche Embryo entwickelt, wie alle Amnioten, eine Nabelblase, ein Amnion und ein amniogenes Chorion, aber keine freie

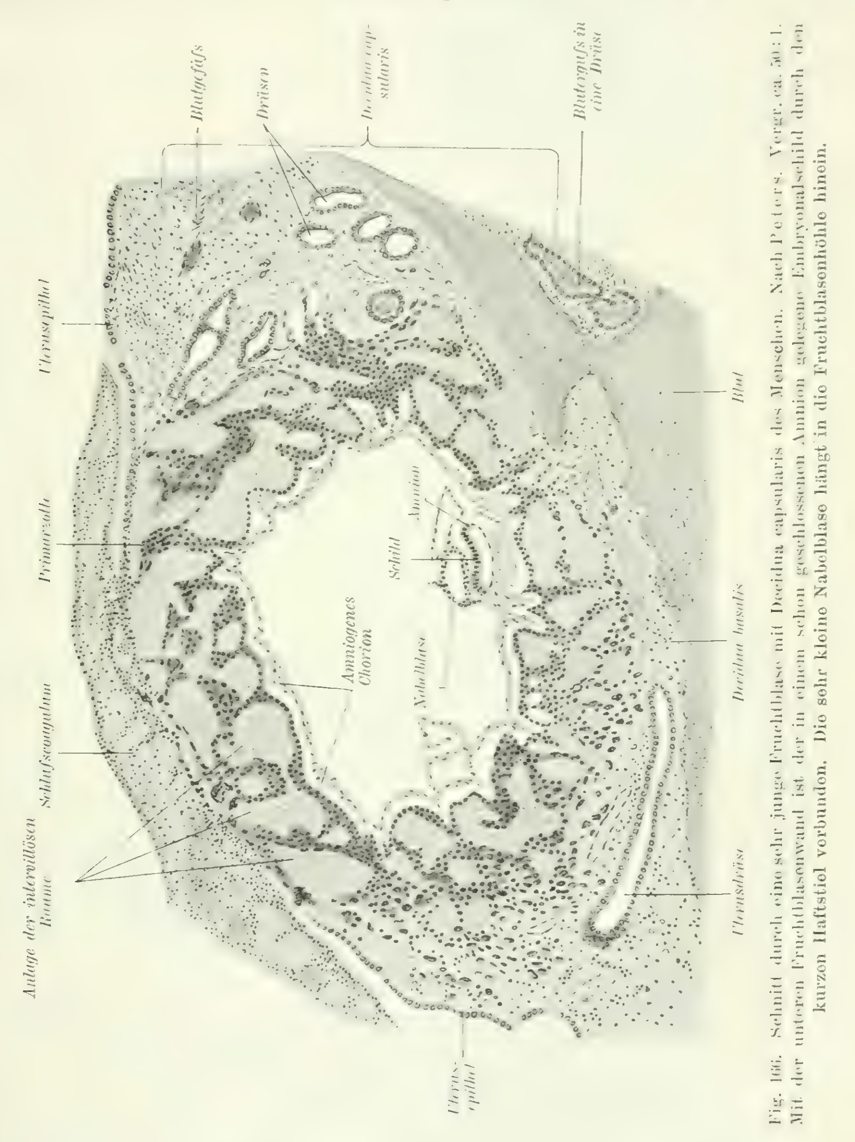


Fig. 166. Schnitt durch eine sehr junge Fruchtblase mit Decidua capsularis des Menschen. Nach Peters. Vergr. ca. 50:1. Mit der unteren Fruchtblasenwand ist der in einem schon geschlossenen Amnion gelegene Embryonalschild durch den kurzen Haftstiel verbunden. Die sehr kleine Nabelblase hängt in die Fruchtblasenhöhle hinein.

blasenförmige Allantois, sondern nur ein Allantoisrudiment in Gestalt eines bindegewebigen Allantoisstieles, in welchen

sich der Allantoisgang nur eine kurze Strecke einsenkt, ohne sich blasenförmig zu erweitern. Die menschliche Allantois funktioniert nicht mehr als embryonaler Harnbehalter. Ihre wesentliche Aufgabe besteht nur in der Vascularisierung des amniogenen Chorions. Während also der epitheliale Teil der Allantois ganz rudimentär bleibt, verbindet dessen stark verdickte mesoblastische Bindegewebshülle das Hinterende des Embryo schon in den jüngsten bekannten Fruchtblasen als Haft- oder Bauchstiel mit dem Chorion (Fig. 169) und dient später als Brücke, auf welcher die Allantoisgefäße in das Chorion einwachsen. Es besteht also, wie bei den Tieren, ein Allantochorion.

Die erste Entwicklung der menschlichen Embryonalanhänge ist unbekannt. Sie sind insgesamt an den kleinsten zurzeit bekannten Fruchtblasen von etwa 1—2 mm Durchmesser mit noch schild- oder biskuitförmigem, auffallend kleinem Embryo schon vorhanden. Sein noch weiter Darmnabel führt in die ebenfalls sehr kleine Nabelblase. Das schon geschlossene Amnion umhüllt den Embryo sehr dicht. Seine Mesoblastschicht hängt ebenso wie die dicke Mesoblastschicht des Allantoisrudimentes, ohne daß beide voneinander abgrenzbar sind, über dem Hinterende des Embryos mit der Mesoblastschicht des Chorions zusammen. Beide bilden so den Haftstiel, in welchen sich das Rudiment des Allantoisganges einsenkt. Das Chorion bildet eine im Vergleich zu den übrigen Embryonalanhängen auffallend weite Blase, die vom Embryo und seinen Anhängen durch ein sehr geräumiges Exocöl getrennt ist (Fig. 166). Seine Mesoblastschicht ist von einer dicken Ektoblastkapsel, die kurze plumpe, aber noch gefäßlose Primärzotten bildet, überzogen.

Der Grund für die Entstehung des auch von den Affen bekannten Haftstieles bildet das Ausbleiben der sonst bei dem Verschlusse des Amnions auftretenden Trennung der Amnionfalten vom Chorion. Hierfür spricht die in Fig. 167*A* bei *x* deutliche trichterförmige Epitheleinsenkung, welche eben durch zwischenwachsenden Mesoblast von einer ähnlichen Ausstülpung der Amnionhöhle getrennt wird. An Fruchtblasen eines Anthropoiden, des Gibbons, findet sich an derselben Stelle ein noch offener Kanal, der von der Chorionoberfläche in die Amnionhöhle führt. Diese Beobachtung macht bei den Anthropoiden und dem Menschen die Entwicklung durch Entypie, d. h. durch Einstülpung des Embryonalschildes in die Fruchtblase, wie eine solche von niederen Typen, z. B. auch der Maus, bekannt ist, mehr als wahrscheinlich.

Bei dieser Entwicklungsart wird nämlich der aus dem hohl gewordenen und dorsal eröffneten Embryonalknoten (siehe Fig. 59 u. 60) hervorgegangene Schild nicht in die Fläche der Keimblasenwand eingefügt, sondern gleichsam noch weiter in das Innere der Keimblase von oben her eingedrückt. Er bildet den Boden eines vom animalen Pole her eingestülpten Beutelchens, dessen Wände nichts anderes sind als die freilich von der gewöhnlichen Art der Anlage in ihrer Bildung gänzlich abweichenden Amnionfalten. Während der weiteren Entwicklung schließt sich nun der Beuteleingang sehr früh hinter dem Kaudalende des Embryos. Dieser ist nun vom Amnion umschlossen, das über seinem Hinterende mit dem Chorion

in Zusammenhang bleibt. Dieser Zusammenhang besteht aus dem durch Verschluß des Amnionbeutels gebildeten Ektoblaststrang und dem parietalen Mesoblast des Amnions mit der gleichwertigen Schichte des amniogenen Chorions. Die parietale

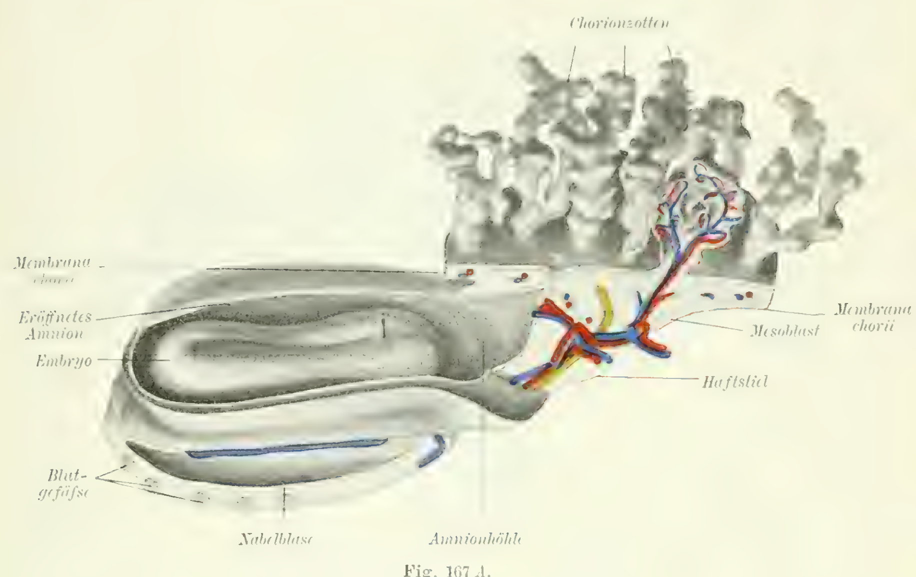


Fig. 167 *A*.

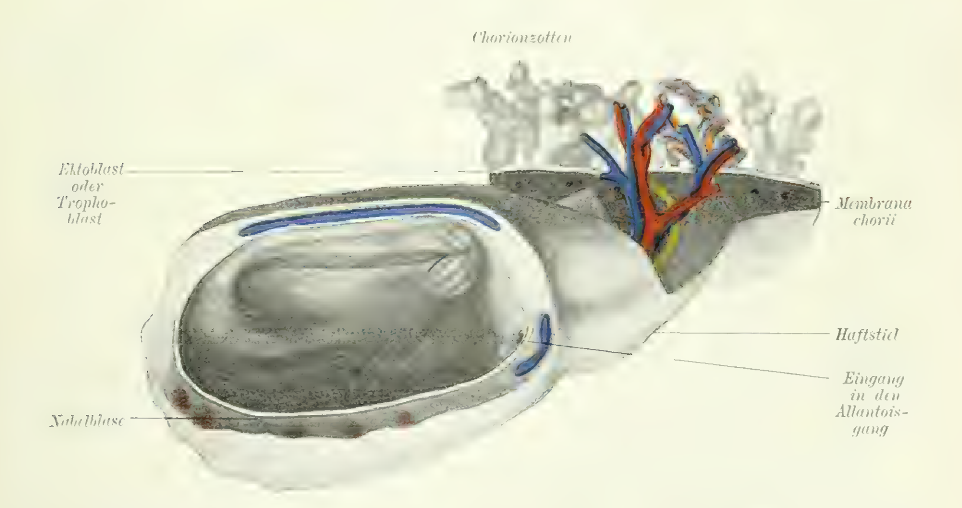


Fig. 167 *B*. Modell eines menschlichen Embryos von 1,3 mm Länge nach Eternod Modell v. F. Ziegler. Die linke Amnion- und Nabelblasenwand ist entfernt, der Haftstiel ist der Länge nach halbiert.
A. von der linken Seite in Rückenansicht.
B. von der linken Seite in Bauchansicht.

Mesoblastschicht bildet dann zusammen mit dem inneren visceralen Allantoismesoblast den Haftstiel, ohne daß das Exocöl beide scheidet. Der epitheliale Zusammenhang aber löst sich, indem der Mesoblast

die epitheliale Verbindungsstrecke zwischen Amnion und Chorion durchbricht (siehe Fig. 167 *A* bei +). In dem Mesoblast des Allantoisrudimentes wachsen dann die Nabelgefäße zum Chorion und vascularisieren dieses.

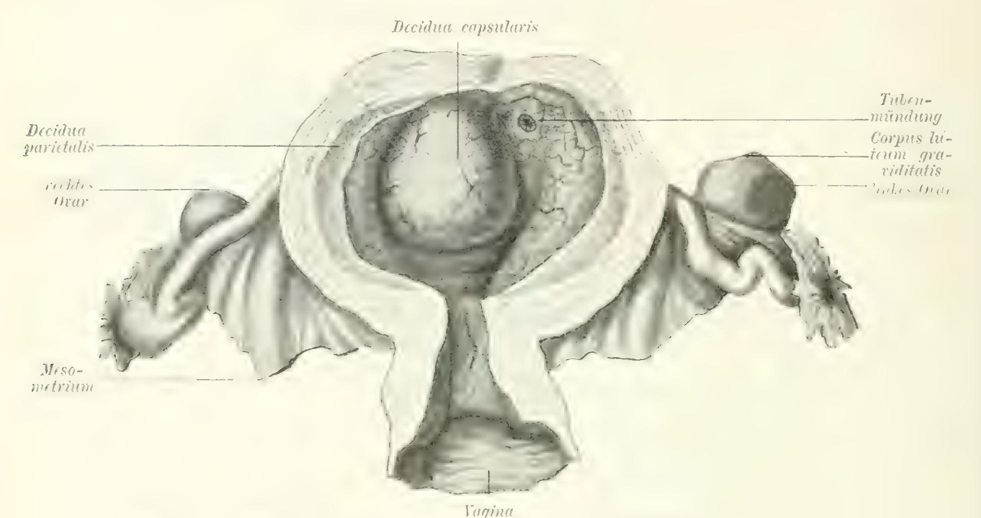


Fig. 168. Eröffneter Uterus vom 40. Tage der Schwangerschaft nach Coste.

Nabelblase.

Die kleine Nabelblase des Menschen ist das Rudiment des Dottersackes der Tiere. Bei Embryonen aus der zweiten oder dritten Woche füllt die Nabelblase aber im Gegensatze zum Dottersacke der Tiere die Fruchtblase keineswegs aus und hängt noch mit weiter Öffnung an dem Darmnabel (Fig. 169). In ihrer dicken Mesoblastwand bemerkt man sehr früh schon Blutgefäßanlagen und Blut (Fig. 167 *A*). Sie scheint beim Menschen, wenigstens vorübergehend, wie bei den Tieren als blutbildendes Organ zu funktionieren.

Mit dem zum Rohre geschlossenen Darme hängt dann das Nabelbläschen durch einen zuerst hohlen, später soliden Stiel zusammen. Dieser wächst in der sechsten Woche zu einem langen Faden aus, an dessen peripherem Ende das etwas abgeflachte Nabelbläschen, noch nach der Geburt zwischen Chorion und Amnion gelegen, bei vorsichtiger Präparation nachzuweisen ist (Fig. 170).

Das Amnion

umhüllt den Embryo zuerst sehr dicht (Fig. 166 u. 167), wird aber bald durch den Liquor amnii von dem Embryo abgehoben und umscheidet ihn dann als weiter Sack, der sich, etwa von der sechsten Woche ab, mit seiner Außenfläche der Innenfläche des

Chorions anlegt und mit ihm durch Gallertgewebe verwächst (Fig. 170 u. 171).

Das Amnion besteht aus einer äußeren dünnen Lage von Bindegewebe, welches auch den Nabelstrang umscheidend peripher vom Hautnabel mit der Cutis des Embryos zusammenhängt. Die Innenfläche des Amnions trägt eine einschichtige Epithellage, die sich im Bereiche des Nabelstrangs schichtet.

Der Liquor amnii oder das Fruchtwasser ist im fünften bis sechsten Monat am reichlichsten und beträgt dann bis zu 2 Liter, nimmt aber gegen Ende der Schwangerschaft unter beträchtlichen individuellen Schwankungen wieder bis auf etwa 1 Liter ab. Die Amnionflüssigkeit reagiert alkalisch und enthält beim geburtsreifen Embryo 1 % fester Bestandteile. In ihr sind Eiweiß, Harnstoff und Traubenzucker nachgewiesen. Der Embryo schwimmt, an der Nabelschnur hängend, frei beweglich in der Amnionflüssigkeit.

Bei Fruchtwassermangel treten Verwachsungen der embryonalen Körperoberfläche mit der Amnioninnenfläche auf, die je frühzeitiger um so größere Verzerrungen und Deformationen des Embryos bedingen und als amniotische Fäden mit bindegewebiger Achse zur Abschnürung von Finger und Zehen, ja ganzer Extremitäten führen können. Da der Embryo erst gegen Ende der Schwangerschaft Harn entleert, so kann das Fruchtwasser nicht von dessen Nieren abgesondert sein. Es ist vielmehr als ein Sekret des Amnionepithels anzusehen, das aber im Gegensatze zur Amnionflüssigkeit der Oviparen auch durch die Beschaffenheit des mütterlichen Blutes beeinflußt werden kann. Wenn die Amnionflüssigkeit unter abnormen Verhältnissen weit über das Normale und sogar bis zu 8—10 Liter steigt, so spricht man von einem Hydramnion.

Über das

Allantoisrudiment

ist das Nötige schon gesagt worden. Siehe außerdem bei Nabelstrang.

Chorion und Placenta fetalis.

Die Schwierigkeit der Beschaffung einer fortlaufenden Reihe normaler lebenswarm und passend konservierter Entwicklungsstadien der Placenta, deren nicht ganz leichte technische Verarbeitung und die Vieldeutigkeit der Schnittbilder erklären die in der Darstellung der Placentarentwicklung und -anatomie vorhandenen zahlreichen Widersprüche. Ich beschränke mich, auf Grund eigener Untersuchungen, auf die Erörterung der wichtigsten Fragen und schildere zuerst die Entwicklung der Placenta fetalis und der Placenta uterina und dann die aus beiden bestehende fertige Placenta.

Die jüngste zurzeit bekannte und gut erhaltene menschliche Fruchtblase ist in Fig. 166 abgebildet. Ihr Alter wird auf 2—3 Tage oder wohl richtiger auf mindestens 12 Tage geschätzt. Die Chorionoberfläche trägt eine dicke, anfänglich zottenlose Ektoblast- oder

Trophoblastschale, welche sich eben in einzelne kurze und plumbe Epithelzöttchen differenziert. Die jüngsten bekannten menschlichen Fruchtblasen liegen, von einer deutlichen Detrituszone umgeben, in der stark durchsafteten, von stark erweiterten Kapillaren, zahlreichen Leukocyten und größeren oder kleineren Blutungen durchsetzten Uterusschleimhaut. Zwischen den Zöttchen des Trophoblasts treten sehr bald lacunäre bluthaltige Räume ohne eigene Wandungen auf, die von den eröffneten mütterlichen Blutgefäßen gespeist werden. Das Angiothel der mütterlichen stark erweiterten Kapillaren ist degeneriert



Fig. 169. Eröffnete Fruchtblase von 15—16 Tagen nach Coste.

und durch den Trophoblast zerstört worden. Die zwischen dem Trophoblast und der Decidua gelegenen Lacunen bilden dann miteinander in Verbindung tretend einen wandungslosen Anhang des mütterlichen Gefäßsystems. Während dieser Vorgänge bilden sich die noch gefäßlosen Epithelzöttchen oder Primärzotten, welche die Fruchtblase mit der Decidua capsularis verbinden.

Sehr bald wächst nun in diese Epithelzöttchen Mesoblast ein und bildet deren bindegewebige, zunächst noch gefäßlose Achse. Während die Blutlacunen größer, die Zotten länger werden und der Trophoblastbelag auf dem Chorion ein gleichmäßiger wird, scheiden sich die Zotten immer klarer von den zwischen ihnen gelegenen, aus den ursprünglich regellosen Lacunen hervorgegangenen Zwischenzottenräumen oder den intervillösen Räumen.



Fig. 170. **Eröffnete Fruchtblase von etwa 6 Wochen. Embryonallänge 1,4 cm. Vergr. nicht ganz 2 : 1.**

Amnionhöhle
Muscularis uteri
Pars villosa chorii (Placenta fetalis)
Nabelstrang
Decidua parietalis + capsularis
Membrana chorii
Amnion
Pars laevis chorii

Fig. 171. Eröffneter Uterus vom 3. Monat. Embryonallänge 3,5 cm. Natürliche Gröfse.

Die Bildung der intervillösen Räume geschieht durch wiederholte Blutergüsse aus den strotzend gefüllten mütterlichen Kapillaren in die Uterusschleimhaut um die Fruchtblase. So bildet schließlich die Gesamtheit der intervillösen Räume einen Blutsee um die Fruchtblase, der, einerseits vom Trophoblast, anderseits von dem der Degeneration verfallenden mütterlichen Schleimhautgewebe begrenzt, sich immer mehr vergrößert. Diese Degeneration wird begünstigt durch die enorme Blutüberfüllung und die Unregelmäßigkeit des Blutkreislaufs der Schleimhaut, sowie durch die Umbildung der gegen die Höhle der Decidualkapsel verlaufenden Arterien und Venen zu Uteroplacentargefäßen mit nur dünner bindegewebiger Wand. Anderseits wirkt aber auch der Trophoblast histolytisch auf die in ihrer Vitalität geschwächten mütterlichen Gewebe ein.

Die inzwischen herangewachsenen Zotten enthalten nun vom 18. Tage ab Blutgefäße und müssen nun als verästelte Sekundär- oder Gefäßzotten von den gefäßlosen Primärzotten unterschieden werden. Man findet sie als freie Zotten in den intervillösen Räumen flottieren oder sieht, wie sie als Haftzotten die Fruchtblase mit der Wand der intervillösen Räume verbinden (s. Fig. 176).

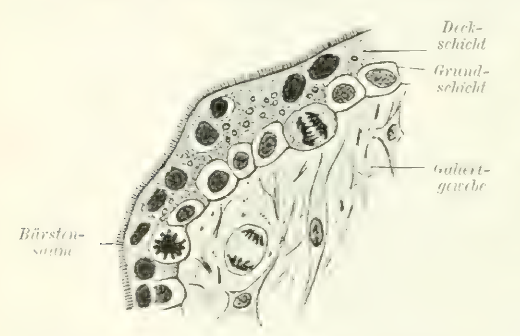


Fig. 172. Teil eines Querschnittes einer Chorionzotte von einer 17 Tage alter Fruchtblase des Menschen. Vergr. ca. 350 : 1.

Die Zotten bestehen nun aus einem Gerüste von embryonalem Bindegewebe (Fig. 172), welches später die Blutgefäße und Lymphgefäße der Zotte enthält (Fig. 174). Die Lymphgefäße der Zotten münden in die Lymphplexus der Membrana chorii.

Gegen den Trophoblast ist die Zottenoberfläche durch eine sehr feine Membrana limitans begrenzt.

Der ursprünglich aus deutlich getrennten Zellen bestehende Trophoblast beginnt sich schon an 1 mm großen Fruchtblasen in zwei verschiedene Lagen zu scheiden (siehe Fig. 173), die Grund- oder Zellschicht, nach ihrem Entdecker auch Langhans'sche Schicht genannt und die Deckschicht, das Plasmodium oder Syncytium. Die Zellen der Grundschicht sind scharf begrenzt, kugel- oder tonnenförmig mit hellem Körper und mit zum Teil in Mitose befindlichen Kernen. An ganz jungen Fruchtblasen werden Übergänge der Grundschicht in die Deckschicht beschrieben. Die Deckschicht besteht aus einer ungleich dicken, sich stark färbenden Plasmamasse ohne Zellgrenzen mit kleineren, sich ebenfalls stark färbenden Kernen ohne Mitosen. Da die Deckschicht aber mit der Oberflächenvergrößerung

der Fruchtblasen gleichen Schritt hält und außerdem noch kernreiche Verdickungen an den Zotten, Proliferationsknoten (siehe Fig. 176), bildet, so müssen sich ihre Kerne durch direkte Kernteilung vermehren. Die Proliferationsknospen zeigen mitunter durch zahlreiche größere oder kleinere Vakuolen einen eigentümlichen schaumigen Bau. Sind sie gestielt, so können ihre Stiele abreißen, oder sie werden beim Schneiden abgekappt und sind dann überflüssigerweise als „syncytiale Riesenzellen" beschrieben worden. Tatsächlich sind diese nur Teile der Deckschicht. An der Peripherie verdichtet sich das Plasma der Deckschicht zu einem homogenen Grenzsaum, dessen freie Fläche einen aus sehr hinfälligen feinen Stäbchen bestehenden Bürstenbesatz trägt (Fig. 172).

Die Grund- und Deckschicht ist ein nach Bedarf mehr oder weniger scharf differenziertes, aber wenigstens

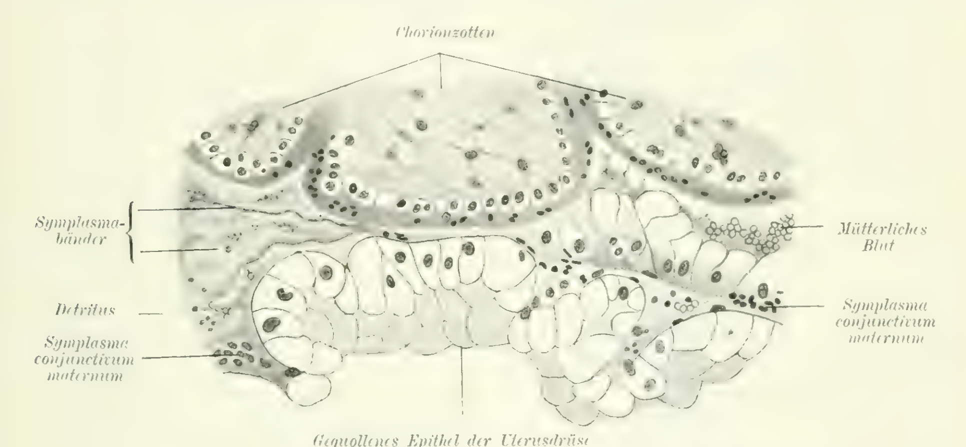


Fig. 173. Schnitt durch die Umlagerungs- und Detrituszone von der Fruchtblase in Fig. 172.

in den ersten Monaten der Schwangerschaft einheitliches anatomisches und physiologisches Ganzes.

Die Deckschicht wirkt histolytisch und löst die mütterlichen Gewebe, mögen sie nun vorher in mütterliches Symplasma umgewandelt sein oder nicht, das Blut in den mütterlichen Hämorrhagieen und den Detritus auf. Beide Schichten sind mit der Aufnahme und Verarbeitung der ihnen durch die zerfallenden mütterlichen Gewebe und Blut gebotenen Nährstoffe sowie mit der Ausscheidung der Stoffwechselprodukte der Fruchtblase und des Embryos betraut.

Denn auch um die Fruchtblase des Menschen entwickeln sich ähnlich, wie wir es bei den Fleischfressern sahen, schon vor der vollkommenen Ausbildung der intervillösen Räume eine Umlagerungs- und

Detrituszone. Ihre Bestandteile dienen in Gestalt der eingeschmolzenen Decidua, des Epithels und Sekretes der Drüsen, sowie als Blut und Faserstoff der Fruchtblase als Embryotrophe (Fig. 166 u. 173).

Die Deckschicht des Trophoblasts enthält als sichtbaren Ausdruck der Verarbeitung dieser Massen stets kleine Fetttröpfchen, deren weiterer Weg durch die bindegewebige Zottenachse ebenso einwandslos nachgewiesen wurde wie der des aus mütterlichen Blutergüssen aufgenommenen Eisens zur Bildung des fetalen Hämoglobins. Schwieriger ist der Nachweis der Aufnahme der durch die Embryotrophe gelieferten Eiweißkörper. Da diese aber schwer oder gar nicht diffundieren, so können sie nur durch celluläre Verarbeitung der Embryotrophe durch den Trophoblast und nicht durch „Osmose“ dem Embryo zugeführt werden.

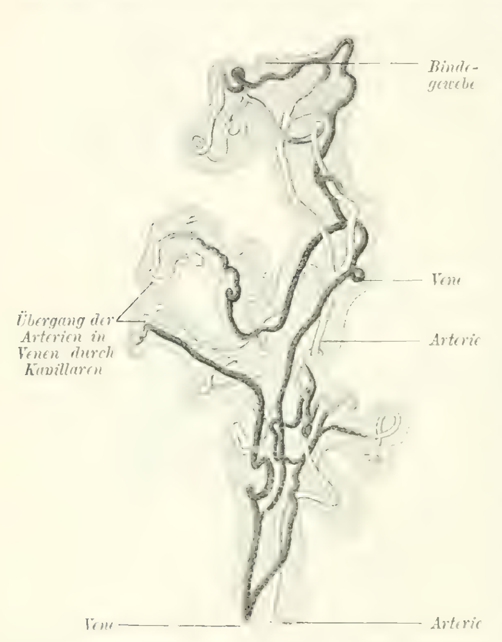


Fig. 174. Injektionspräparat einer Gefäßzotte des Chorion. Trophoblast abgepinselt, Zottenbindegewebe durch grauen Ton markiert. Halbchematisch. Vergr. ca. 30 : 1.

Mit Ausnahme der zur scheibenförmigen Placenta fetalis werdenden Region des Chorions bilden sich später die Gefäßzotten zurück oder verkümmern. Man hat sehr bald nach Ausbildung der Gefäßzotten (17. bis 20. Tag der Schwangerschaft) eine zottenärmere mehr glatte Pars laevis chorii von der Pars frondosa oder villosa chorii zu unterscheiden, deren Zotten, immer weiter heranwachsend, sich verästeln und in ihrer Gesamtheit die Placenta fetalis bilden. Sämtliche Zotten entspringen auf der bindegewebigen Grundlage des Chorions, der Membrana chorii. Ihre Innenfläche verwächst mit der Außenfläche des Amnion (6. Woche). Der ausgebildete Blutgefäßapparat einer Gefäßzotte besteht aus den letzten Verzweigungen der in der Membrana chorii sich verästelnden Nabelarterien. In den Zotten lösen diese sich in Kapillarschlingen auf, welche bis dicht unter den Trophoblast vorgeschoben sind. Aus diesen entspringen die Venen, welche das Blut durch die in der Membrana chorii verlaufenden gröberen Stämme in die Nabelvene entleeren (Fig. 174).

Im Bereiche der Pars laevis chorii und der ihr aufliegenden Decidua capsularis bleiben die intervillösen Räume viel kleiner als im Bereiche der Decidua basalis, da die Decidua capsularis durch

Dehnung, mangelhafte Blutzufuhr und Absterben der Gewebe schwindet. Auch die Chorionzotten und die Deckschichte des Trophoblasts bilden sich hier etwa vom dritten Monate ab zurück. Auf den spärlichen noch vorhandenen Zottenresten erhält sich nur die Grundschicht als eine 2—3 Zellen dicke Lage. Im Gebiete der Decidua basalis dagegen dauert die Wucherung und die Ausbildung der intervillösen Räume fort und führt zur Ausbildung der Placenta materna, deren Abbau und Verarbeitung die immer mehr heranwachsenden und sich verzweigenden Zotten der Placenta fetalis bewerkstelligen.

Die Placenta materna

entwickelt sich aus der Decidua basalis unter Beiziehung der angrenzenden Teile der D. capsularis und enthält verhältnismäßig früh ihre bleibende Form. In ihrem Bereiche werden die zuerst erweiterten, mit Sekret und mütterlichem Blut erfüllten, von gequollenem Epithel ausgekleideten Uterusdrüsen durch die Decidualzellen komprimiert und durch die Chorionzotten abgefressen. Basalwärts gehen die zwischen ihnen gelegenen Decidualzellen in die Zellen des Zwischendrüsenbindegewebes über.

Die Gestalt der Placenta materna ist bis etwa zum fünften Monate der Schwangerschaft entsprechend der Kugelform der Fruchtblase napfförmig, sofern ihr Rand noch über die Vereinigungsstelle der Decidua basalis mit der parietalis in die Decidua capsularis hinausreicht. Mit der Ausbildung der Pars laevis chorii und der aus der Pars frondosa hervorgegangenen Zottenbüschel der Placenta fetalis wird die Placenta materna scheibenförmig, und ihr Sitz entspricht der Stelle der ursprünglichen Eiinsertion.

Die fertige, einem runden Kuchen gleichende Placenta discoidea mißt 3—4 cm in der Dicke, 15—20 cm im Flächendurchmesser und wiegt etwas über 500 g. Ihre dem Embryo zugekehrte Amnionfläche (Fig. 175 *A*) ist von dem Amnion überkleidet und glatt. Sie trägt die Verzweigungen der Nabelgefäße. Ihre dem Uterus zugekehrte Uterusfläche ist an der ausgestoßenen Placenta durch tiefe Furchen gelappt, blutig und rauh (Fig. 175 *B*). Jeder Lappen enthält einen von der Placenta materna überzogenen Chorionzottenbüschel oder Cotyledo, dessen Zotten nach Entfernung des mütterlichen Placentargewebes sichtbar werden (Fig. 175 *B*). Das ganze Organ enthält große und zahlreiche Bluträume.

Ein Querschnitt zeigt, wie Chorionzotten der fetalen Placenta in den zu großen Bluträumen herangewachsenen intervillösen Räumen entweder als freie Zotten flottieren oder an deren Wand als Haftzotten inserieren. Dies geschieht vermittelst der Zellsäulen. Es sind das Wucherungen der Grundschicht des Trophoblasts, über denen die Deck-

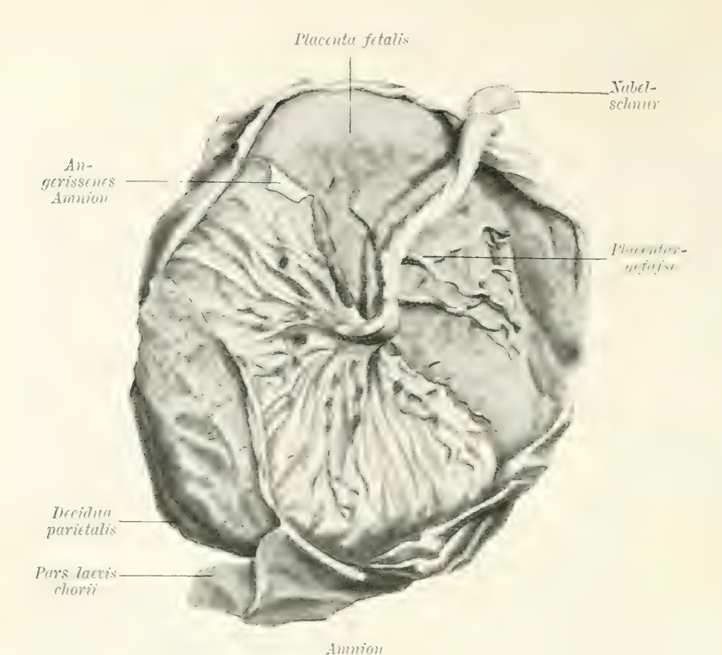


Fig. 175 *A*.

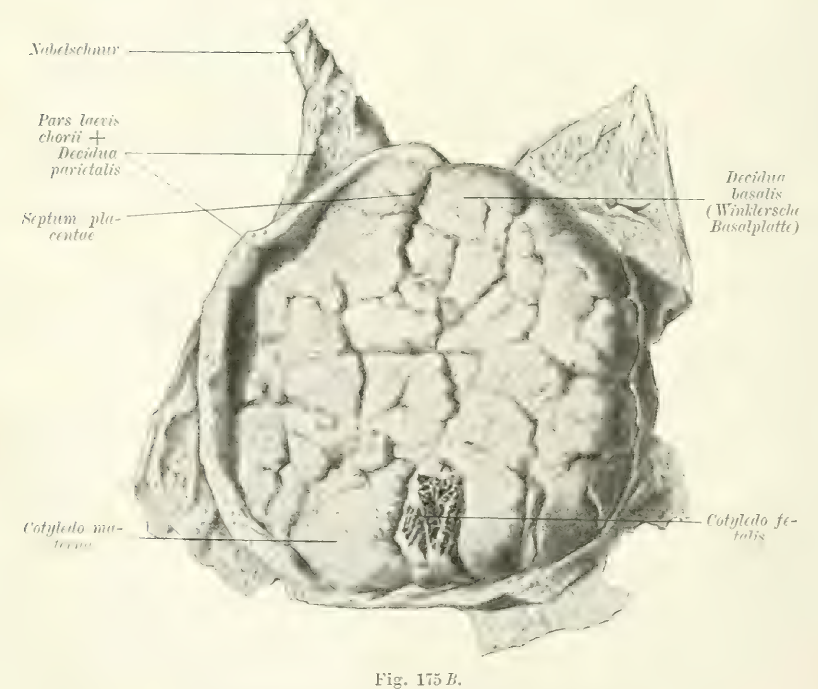


Fig. 175 *B*.

Reife menschliche Placenta ca. auf 1/3 verkleinert.
A. von der Amnionfläche.
B. von der Uterusfläche.

schicht fehlt, vielleicht auch niemals bestand, und die sich mit der Wand der intervillösen Räume verbinden. Eine wechselnd breite Fibrinschicht,

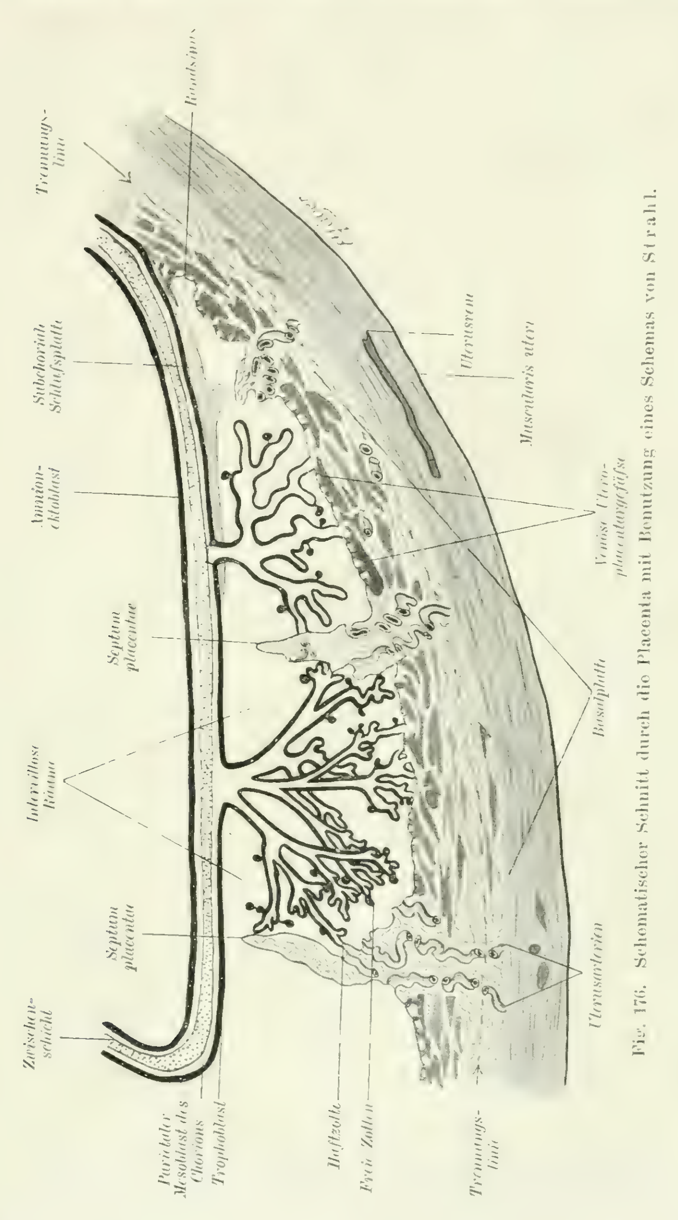


Fig. 176. Schematischer Schnitt durch die Placenta mit Benutzung eines Schemas von Strahl.

ein Zerfallsprodukt der decidualen Gewebe, begrenzt die Placenta materna gegen die intervillösen Räume.

Die basale Grenze der Placenta materna wird gegeben durch die im Gebiete der spongiösen Schicht der Decidua gelegene Trennungs-

linie (siehe Fig. 176). Hier löst sich die Placenta materna unter Zerreißung der dünnen Drüsenkammerwände bei der Geburt ab. Der Boden der intervillösen Räume besteht aus der Winklerschen Basalplatte, einer bis 1 cm dicken Decidualschicht, welche die Chorionzotten bei der Betrachtung der ausgestoßenen Placenta von der Uterusfläche her dem Blicke entzieht (Fig. 175 *B*). Die Basalplatte geht am Placentarrand in die Decidua parietalis und capsularis über. Den auf der Uterusfläche auffallenden tiefen Furchen entsprechen im Inneren der Placenta bindegewebige Placentarsepten, welche je einen intervillösen Raum mit den zugehörigen Zottenbüscheln einer Cotyledo begrenzen. Die Placentarsepten bedingen somit den fächerigen Bau der Placenta materna, und jedes Fach enthält eine Cotyledo und wird durch die Membrana Chorii wie durch einen Deckel verschlossen (Fig. 176). Die Kanten der Placentarsepten erreichen in der Mitte der Placenta die äußere Chorionfläche nicht, wohl aber in einer schmalen peripheren Zone. Nur in dieser vereinigen sie sich unter der Membrana Chorii zu einer dünnen von den Zottenbüscheln durchbohrten Haut, der Winklerschen Schlußplatte oder dem subchorialen Schlußring.

In dem Decidualgerüst der mütterlichen Placenta bemerkt man sowohl in der Basalplatte wie in den Septen und mitunter auch in der Spongiosa in der Nähe der Gefäße vom fünften Monate ab große vielkernige Plasmaklumpen, die nach ihrer Bedeutung noch strittigen Riesenzellen.

Die Arterien des Uterus verlieren, nachdem sie die Spongiosa und Basalplatte passiert haben, ihre Muscularis und besitzen dann als arterielle Uteroplacentargefäße nur noch eine Wand aus Angiothel. Sie dringen korkzieherartig gewunden in die Placentarsepten ein und eröffnen sich, ohne in Kapillaren überzugehen, in die intervillösen Räume (Fig. 176).

Die Gesamtheit der intervillösen Räume bezeichnet man auch zusammenfassend als Placentarraum. Die Blutabfuhr aus dem Placentarraum geschieht durch siebförmige Öffnungen am Boden der intervillösen Räume in weite ebenfalls nur von Angiothel umrandete venöse Uteroplacentargefäße. Am Rande der Placenta bilden die miteinander zusammenhängenden intervillösen Räume den Rand- oder Ringsinus der Placenta (Fig. 176).

Die Bewegung des die Chorionzotten umspülenden Blutes kann wegen der enormen Erweiterung der Gefäßbahn in den intervillösen Räumen nur eine verlangsamte und unregelmäßige sein.

Die Art der Bildung der intervillösen Räume unterliegt zurzeit noch einer lebhaften Kontroverse. Nach meiner Erfahrung entstehen sie durch Zerreißung und durch die Eröffnung strotzend gefüllter Kapillaren und Uteroplacentargefäße unter der histolytischen Wirkung der Deck-

schicht des Trophoblasts. Durch die an Zahl und Größe zunehmenden Chorionzotten werden immer neue Uteroplacentargefäße eröffnet, immer mehr Decidualgewebe eingeschmolzen und damit die intervillösen Räume immer geräumiger. Ich betrachte somit die intervillösen Räume als im Decidualgewebe entstehende und schließlich miteinander kommunizierende Bluträume, in welche die Arterien ihr Blut direkt, ohne zwischenliegende Kapillaren, ergießen, und aus denen das Blut direkt in die Venenanfänge eintritt. Ein weiterer Abzugskanal besteht in Form des Randsinus der Placenta, der sowohl mit den intervillösen Räumen wie mit den Venen der Muscularis uteri kommuniziert. Das mütterliche Blut zirkuliert somit nicht nur während der ersten Entwicklung der Placenta, sondern auch später noch bis zur Geburt in Räumen, welche zum großen Teil von dem Trophoblast begrenzt sind (siehe in Fig. 176 die scharfe das Trophoblast markierende Linie). Sie sind nur gegen die mütterliche Seite hin von Decidua oder von dem Angiothel der eröffneten Arterien und Venen bekleidet. Sobald den fetalen Zotten in den intervillösen Räumen genügendes Ernährungsmaterial für den Embryo zur Verfügung steht, macht die weitere Anlage und Ausbildung fetaler Zotten Halt, und auch der anfangs so energische Abbau des mütterlichen Gewebes läßt allmählich mehr und mehr nach. An Stelle der Embryonalernährung durch zerfallendes mütterliches Gewebe, Drüsensekret, und wiederholte Extravasate in der ersten Zeit der Placentarentwicklung tritt allmählich mehr und mehr der Stoffwechsel zwischen den embryonalen Gefäßen und dem Inhalt der intervillösen Räume, dem mütterlichen Blut.

Die Nabelschnur (Funiculus umbilicalis)

verbindet als spiralig von links nach rechts gewundener Strang von etwa 12 mm Dicke und 50—60 cm Länge den Embryo mit der Placenta. Die Ursachen dieser Spiraldrehungen sind nicht mit Sicherheit festgestellt. Die an der Nabelschnur mitunter auffallenden Knoten sind entweder durch besonders starkes Hervorragen der Nabelgefäße und Anhäufungen der Bindesubstanz (falsche Knoten) oder durch wirkliche Verschlingungen bedingt (wahre Knoten).

Der im Fruchtwasser bewegliche Embryo kann durch eine Schlinge durchschlüpfen und so einen wahren Knoten schürzen. Er kann aber auch mit dem Halse oder mit einer Extremität in der zugezogenen Nabelstrangschlinge hängen bleiben, und es kann zu Ein- und Abschnürungen des Kopfes oder der Extremitäten kommen (Selbstamputation). Die Nabelschnur beginnt am Hautnabel und inseriert gewöhnlich im Zentrum der Amnionfläche der Placenta (zentrale Insertion), aber nur ausnahmsweise am Rande (Insertio marginalis) oder gar in wechselnder

Entfernung von dem Placentarrande an den Fruchthüllen selbst (Insertio velamentosa) und entsendet von da aus die Nabelgefäße zur Placenta.

Die Nabelschnur baut sich auf

1. aus der Amnionscheide, die am Hautnabel beginnt und in den Amnionüberzug der Placenta übergeht. Sie umhüllt alle von embryonalem Gallertgewebe verkitteten Bestandteile des Nabelstranges, läßt sich anfänglich leicht abziehen, verwächst aber später inniger mit der Nabelschnur. Die Außenfläche der Amnionscheide trägt ein geschichtetes Epithel.

2. Die Nabelgefäße leiten als zwei starke Arteriae umbilicales das venöse Blut aus dem Embryo in die Placenta fetalis und in deren Zotten. Aus deren Abflußbahnen bildet sich eine sehr weite, das in der Placenta arteriell gewordene Blut zum Embryo zurückleitende Vena umbilicalis (Fig. 167). Die beiden spiraligen gewundenen Nabelarterien verbinden sich nahe der Placenta durch eine Queranastomose. Ihre dicke Wand besitzt durch massenhafte Muskelfasern große Kontraktilität und wird von bedeutendem Einfluß auf den fetalen Placentarkreislauf.

3. Der Nabelblasen- oder Dottergang besteht am Ende der Schwangerschaft nur noch als feiner solider Faden mit den ausnahmsweise noch vorhandenen kümmerlichen Resten der Nabelblasengefäße. Ebenso findet man

4. die Reste des Allantoiskanals nur in Form eines soliden Epithelfadens, der endlich in reihenweise angeordnete kleine Epithelzellenklümpchen zerfällt.

5. Diese Bestandteile der Nabelschnur werden durch Gallertgewebe oder die Whartonsche Sulze miteinander verbunden, deren Fasergehalt mit dem Alter zunimmt.

Die in bezug auf Sitz und Form der menschlichen Placenta nicht allzu selten vorkommenden Abweichungen werden als ins Gebiet der Geburtshilfe gehörig hier nicht erörtert.

Verhalten der Embryonalhüllen während und nach der Geburt.

Am Ende der Gravidität treten mit Schmerzen verbundene krampfhafte Uteruskontraktionen, die Wehen, auf, welche die mit Fruchtwasser gefüllte Fruchtblase durch den Muttermund hervorpressen und schließlich sprengen. Nun fließt infolge des „Blasensprungs" das Fruchtwasser durch die Geburtswege, welche es benetzt und schlüpfrig macht, ab. Durch Verstärkung der Wehen wird die Frucht durch den Fruchtblasenriß und durch die Scheide ausgestoßen, während die Placenta und die Fruchtanhänge noch einige Zeit in der Uterushöhle zurück-

bleiben. Nach der Geburt wird die Nabelschnur in einiger Entfernung von dem Hautnabel unterbunden und peripher von der Unterbindungsstelle durchtrennt. Unter fortgesetzten Wehen werden endlich die Fruchtanhänge und die Placenta im Bereiche der Trennungslinie von der Innenfläche des Uterus abgelöst und ebenfalls durch die Scheide entleert.

Die Trennungslinie der Decidua parietalis und Placenta liegt gewöhnlich in der obersten Region der Spongiosa der Decidua und unterhalb der Basalplatte der Placenta. Die Fruchthüllen (Chorion, Amnion, sowie Decidua parietalis und basalis) mit der Placenta uterina und fetalis werden zusammen als Nachgeburt bezeichnet.

Ausnahmsweise sprengen die Wehen die Fruchtblase nicht, sondern stoßen sie in toto mit Kind und Placenta aus. Die Fruchtblase und ihre Decidualhülle müssen dann, um die Frucht zu entnehmen, nachträglich eröffnet werden.

Durch die Ablösung der Decidua parietalis und Placenta uterina sind zahlreiche Blutgefäße eröffnet worden, und eine mehr oder weniger bedeutende Blutung begleitet die Lösung der Decidua und die Ausstoßung der Nachgeburt. Die ganze Uterusschleimhaut bildet nun eine große Wundfläche, von welcher noch mehrere Tage nach der Geburt Reste der zurückgebliebenen Spongiosa sich abstoßen. Die Benarbung dieser Wundfläche geschieht durch das Bindegewebe und die Epithelien der allein zurückbleibenden, der Uterusmuskulatur aufsitzenden tiefen Drüsenschicht.

V. Entwicklung der Organe und Systeme.

Die meisten fertigen Organe bestehen nicht nur aus den Abkömmlingen eines Keimblattes allein, sondern aus Geweben, die von zwei oder gar von allen drei Keimblättern geliefert werden.

Die übliche Einteilung der Organe und Systeme nach Keimblättern berücksichtigt aber mit Recht nur jenes Keimblatt, welches das für ein Organ funktionell und formell eigentümliche Gewebe liefert ohne Rücksicht auf die bei nahezu allen Organen wiederkehrenden bindegewebigen Hüllen und Grundlagen, sowie auf deren Blutgefäße und Nerven.

So beteiligen sich beispielsweise an dem Aufbau der Haut das von dem äußeren Keimblatt gelieferte Epidermisblatt, welches die Epithelien der Epidermis und ihrer Anhangsbildungen sowie der Hautdrüsen und Sinnesorgane liefert, während das mesoblastische Cutisblatt mit seinen Blutgefäßen und Nerven bei der Leistung der Haut als Schutz-, Absonderungs- und Sinnesorgan an Bedeutung zurücktritt. Man wird

also die Entwicklung der Haut, ihrer Sinnes- und Absonderungsorgane unter die Abkömmlinge des äußeren Keimblattes und nicht unter die des mittleren einreihen. Ebenso wird das Nervensystem den aus dem Ektoblast entstehenden Systemen zugeteilt, obgleich es durch mesoblastische Bindesubstanz umscheidet und gestützt und durch Blutgefäße ernährt wird. Das eigentümliche Gewebe der Skeletmuskulatur ist die quergestreifte Muskelfibrille. Sie entstammt den mesoblastischen Myomeren. Der Muskel wird aus diesem Grunde bei den Organen des Mittelblattes zu besprechen sein, nicht aber, weil an seiner Umhüllung und Ernährung auch Bindegewebe und Blutgefäße, die ebenfalls dem Mesoblast entstammen, teilnehmen.

A. Organe und Systeme des Ektoblast.

I. Entwicklung der Haut und ihrer Anhänge.

Zur Bildung des Integumentum commune verbinden sich das ektoblastische Epidermisblatt und das dem parietalen Mesoblast entstammende Cutisblatt der Urwirbel (siehe S. 120). Das Epidermisblatt ist das Primitivorgan, welches die Epithelschicht der Haut, also die Epidermis mit allen ihren Anhangsbildungen (Schuppen, Federn, Haaren, Stacheln, Krallen, Hufen, Klauen, Nägeln und nach der Geburt auch den Scheiden der Hörner), sowie die Epithelien der verschiedenen Hautdrüsen und die Neuroepithelien, die wesentlichsten Bestandteile der Sinnesorgane, liefert.

1. Cutis und Epidermis.

Die Cutis.

Die Cutisplatte bildet sich aus anfänglich mesenchymatösem Bau in die fibrilläre Lederhaut oder in die Cutis um. Als Matrix der Epidermis übernimmt die gefäß- und nervenreiche Cutis die Ernährung und Innervation der Epidermis und ihrer Drüsen und Anhangsbildungen.

Sie entwickelt ferner aus sich glatte Muskulatur (Harbalgdrüsenmuskeln, Tunica dartos des Hodensackes, Muskulatur der Brustwarzen und der Zitzen). Die in die Haut der Lippen und des Rückens ausstrahlenden willkürlichen Muskeln wachsen von den Myotomen aus in sie ein. Erst im sechsten Monate scheidet sich bei menschlichen Embryonen die bindegewebige Cutisanlage in die eigentliche Lederhaut und das fetthaltige Unterhautbindegewebe. Die Cutispapillen treten auf den Cutisleistchen erst nach dem sechsten Monate auf. Das Hautpigment liegt in der Cutis in Bindegewebszellen. In Epidermiszellen wird es entweder selbständig gebildet oder ihnen durch pigmentierte Wanderzellen der Cutis zugeführt.

Durch Einstülpung tritt die Haut in innige Beziehungen zu den angrenzenden Schleimhautsystemen, die sie in Gestalt cutaner Schleimhäute ergänzt (Mundhöhle, After, Nasengruben, Lidspalte, äußere Generationsorgane).

Die Epidermis.

Das ursprünglich einschichtige, aus dem Ektoblast hervorgegangene Epidermisblatt schichtet sich sehr bald in zwei auf einer strukturlosen Membran, der Membrana limitans prima, aufsitzende Zelllagen: in die Grund- und Deckschicht der Epidermis, oder in das Stratum basale und das Periderm (Fig. 177).

Die den meisten Embryolagen wie es scheint unbekannte Membrana limitans prima (Fig. 59 *A*, 72 *B* S_1) tritt schon sehr früh am Embryonalknoten oder bei Embryonen mit noch wenigen Urwirbeln (Schaf, Hund, Kaninchen) in Gestalt eines strukturlosen, sehr feinen Häutchens auf. Da zu dieser Zeit der Mesoblast, noch aus vereinzelten polymorphen Zellen bestehend, den Bau eines lockeren Mesenchyms zeigt, ist die Limitans prima als eine vom Epidermisblatt gelieferte Basalhaut zu betrachten. Sie ist die Vorläuferin der Innenschicht sämtlicher zwischen ektoblastischen Organen und dem Bindegewebe nachträglich auftretenden Grenzhäute (Glashaut der Hautdrüsen, der Haarbälge, Basalhaut der Chorionzotten, Intima piae, Linsenkapsel usw).

Das Epidermisblatt schichtet sich sehr bald weiter, und man kann dann eine aus Prismenzellen bestehende Basalschicht und eine aus unregelmäßigen Zellen zusammengesetzte Intermediärschicht, sowie die ihr aufliegenden Deckzellen unterscheiden. In späteren Schwangerschaftsmonaten (beim Menschen im siebenten) tritt in der mehrfach geschichteten Epidermis ein einschichtiges, durch Keratohyalinkörner ausgezeichnetes Stratum granulosum auf. Beim Neugeborenen findet es sich in der ganzen oberflächlich schon verhornten Epidermis mit Ausnahme des roten Lippensaumes.

Bei allen Amnioten überzieht die Deckschicht zusammen mit den oberflächlichsten abgestorbenen Epidermiszellen die Haare, Federn, Nägel, Krallen, Hufe, Schnäbel und Hörner. Da die Haaranlagen die Deckschicht durchbrechen oder abheben und so ihre Abstoßung bedingen, nannte man die ganze Deckschicht über ihnen früher Epitrichium, auf den Nägeln, Hufen usw. Eponychium, und auf den Hörnern Epikeras.

Da nun aber eine solche Schicht auch über den Reptilienschuppen und bei Anamnien vorkommt und bei der ersten Häutung ebenfalls abgestoßen wird, bezeichnet man sie neuestens besser mit dem allgemein gültigen Namen Periderm (Fig. 177, 178, 184).

Sehr deutlich ist das durch die angrenzenden großen Epidermiszellen verdickte Periderm, z. B. bei den Embryonen der Faultiere und Ameisenfresser, bei welchen es eine großzellige Umhüllung des ganzen Körpers bildet, die erst bei der Geburt zerreißt. Beim Schweinefetus wird es in großen Fetzen abgestoßen, beim Menschen ist es sehr zart.

Die Zellen des Periderms und der oberflächlichen Epidermislagen sterben im zweiten Schwangerschaftsmonate bei dem Menschen unter beträchtlicher Größenzunahme ab (Fig. 184) und werden nun beständig abgestoßen und dem Fruchtwasser beigemischt (Intrauterine Häutung). Vom fünften Monate ab bilden die abgestoßenen Peridermzellen mit dem Sekret der inzwischen ausgebildeten Talgdrüsen die **Fruchtschmiere** oder den **Käsefirnis, Vernix caseosa.** Sie bedeckt im sechsten Monate als schmierige weißgelbliche Masse die ganze Körperoberfläche des Embryos und häuft sich in allen Hautfalten an der Beugeseite der Gelenke, am Halse und den Geschlechtsorganen an. Die Fruchtschmiere besteht aus verhornten Epidermiszellen, Talgdrüsenzellen, kleinen Fetttröpfchen und beigemischten Wollhaaren.

Die Anhänge der Epidermis.

Die Schuppen (die Knochenschuppen der Fische, Reptilien und Säugetiere natürlich ausgenommen), Federn, Stacheln, Haare legen sich

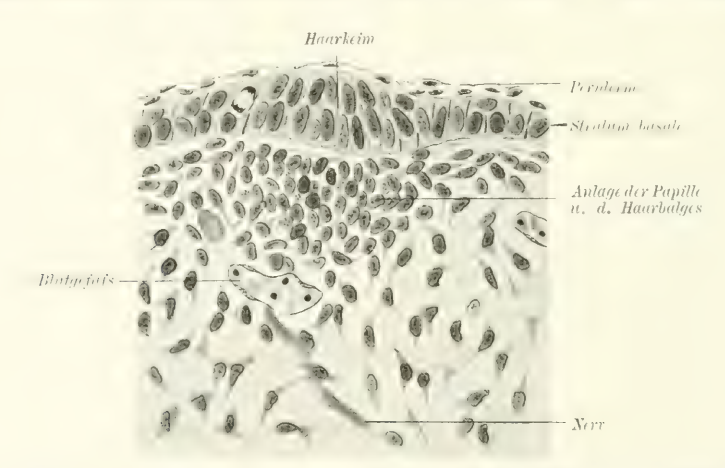


Fig. 177. Senkrechter Schnitt durch den eben in Anlage begriffenen Haarkeim eines Fühlhaares von einem Kaninchenembryo. Vergr. 300 : 1.

als im wesentlichen homologe Bildungen auch in prinzipiell gleicher Weise in Form einer verdickten Epidermisplatte und einer darunter auffallenden Cutisverdichtung an. Diese Anlagen treten in ganz bestimmter Reihenfolge und Anordnung auf und führen während der weiteren Entwicklung zur Bildung der Schuppenreihen, Federfluren und Haarströme. Im wesentlichen handelt es sich bei allen diesen Organen um

suprapapillare Epidermisbildungen: Auf Cutispapillen von Zungen- oder Plattenform (Schuppenpapille) oder auf einer gerieften, im Querschnitt sternförmigen Papille (Feder- oder Stachelpapille) oder auf einer zwiebelförmigen Papille (Haarpapille) entwickeln sich verschieden gestaltete derbere oder zartere, aber stets verhornte Epidermisüberzüge von sehr wechselnden Formen. Bei den Schuppen bleibt die Papille in ihrer oberflächlichen Lage. Die Feder- und noch mehr die Haarpapille wird von der verdickten Haut gleichsam überwachsen und so in deren Tiefe verlagert.

Die Entwicklung der Haare

beginnt beim Embryo des Menschen gegen Ende des dritten Monates, zuerst in der Gegend der Augenbrauen und der Stirne, in Form der

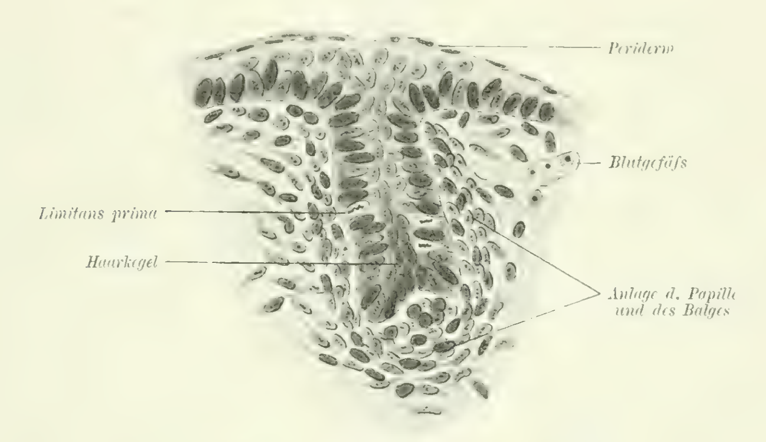


Fig. 178. Primitiver Haarkegel von demselben Embryo wie Fig. 163. Vergr. 300:1.

Haarkeime. Jeder Haarkeim besteht aus einer Epidermisverdickung, unter welcher auch alsbald eine flache Zellenanhäufung der Cutis die erste Anlage des bindegewebigen Haarbalges und seiner Papille bildet. Aus der Epidermisverdickung entsteht in der Folge das Haar und seine epithelialen Scheiden. Die Haarkeime verdicken sich nämlich knospenförmig gegen die Cutis zu und verlaufen dann in Form schief gerichteter zylindrischer Epithelstränge als Haarzapfen in die Tiefe (Fig. 178). Ihr abgestumpftes Ende verdickt sich und wird durch die inzwischen entstandene, noch gefäßlose Papillenanlage nach Art eines Flaschenbodens eingestülpt. In diesem Stadium spricht man von einem Bulbuszapfen. Gleichzeitig ordnen sich die Zellen des Stratum basale senkrecht auf die Limitans prima und die Haarbalganlage und bilden die Anlage der äußeren Wurzelscheide. Sie überziehen außerdem die Papille kappenartig als die Keimschicht

des primitiven Haarkegels (Fig. 179). Er besteht aus einer axialen von der Keimschicht her wachsenden kegelförmigen Zellmasse. Sie sondert sich in die Zellen des Haares und dessen Epidermicula sowie in die innere Wurzelscheide mit Henlescher und Huxleyscher Schicht und deren Epidermicula. Dieser Vorgang vollzieht sich unter beständigem Längenwachstum des primitiven Haarkegels, durch Zellzuwachs vom Keimlager her. Seine von der inneren Wurzelscheide gebildete Spitze verhornt und bleibt zunächst noch in der Achse des Bulbuszapfens. Die äußere Wurzelscheide geht nach der Hautoberfläche zu in die Keimschicht der Epidermis über (Fig. 180). Nach der Seite, auf welcher am ausgebildeten Haarbalg der Haarbalgdrüsenmuskel inseriert, entsteht

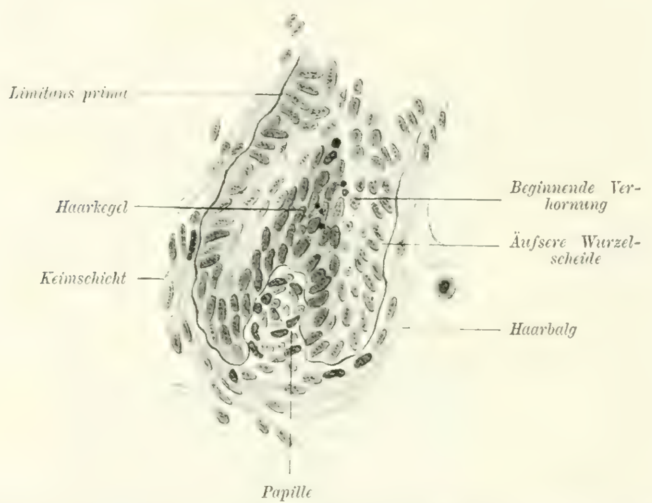


Fig. 179. Senkrechter Schnitt durch das untere Ende einer Wollhaaranlage vom Rücken eines 5 monat. menschlichen Fetus mit beginnender Verhornung an der Spitze des Haarkegels. Nach Stöhr. Vergr. 460:1.

schon früh in der Cutis eine unscheinbare Zellanhäufung, die sich in den Haarbalgdrüsenmuskel umwandelt. Eine am Ende des vierten Monates (Mensch) über ihr entstehende Ausbuchtung der äußeren Wurzelscheide, deren zentrale Zellen sich vergrößern und sehr bald Fett enthalten, wird zu den Haarbalgdrüsen. Eine zweite, unter dem Ansatz des Haarbalgdrüsenmuskels auffallende Verdickung der äußeren Wurzelscheide der „Wulst" dient in der Folge dem ausfallenden Haare als Haarbeet noch einige Zeit zur Befestigung (Fig. 180).

Die von der Spitze her verhornende innere Wurzelscheide überschreitet die Talgdrüsenanlage und durchbohrt schließlich die Epidermis (Fig. 180). Das von der inneren Wurzelscheide umhüllte junge Haar heißt Scheidenhaar. Vor dem Durchbruche durch die Epidermis

(beim Menschen Ende des fünften Schwangerschaftsmonates) können die Haare schlingenförmige Umbiegungen oder Aufrollungen zeigen. Die vom Haare durchwachsene innere Wurzelscheide zerfällt später in ihrem oberen Teile reicht dann nur mehr bis in die Region der Haarbalgdrüsen. Wie die Pigmentierung des Haares, dessen axiale Zellen sich unter Luftaufnahme zu den Markzellen umwandeln, erfolgt, ist eine immer noch strittige Frage.

Die Glashaut des Balges besteht aus einer inneren, von den Basalzellen der äußeren Wurzelscheide gelieferten Basalhaut und einer äußeren Bindegewebsschicht. Die Bindegewebszellen des Haarbalges sondern sich in der Folge in eine äußere longitudinale und in eine innere, namentlich über der Papille und unter den Haarbalgdrüsen mit ringförmigen glatten Muskelfasern durchsetzte Schicht. Die Haarpapille erhält sehr früh Blutgefäße.

Die Gesamtheit der feinen pelzartig den ganzen Körper des Embryos überziehenden, dem Haarkleid der Säugetiere homologen, hellen oder nur schwach pigmentierten Haare bezeichnet man als Wollhaarkleid, Lanugo oder auch als primäres Haarkleid. Ein Teil der noch während des Embryonallebens ausgefallenen Lanugo wird mit der Amnionflüssigkeit vom Embryo verschluckt und bildet einen Teil der im Darme der Neugeborenen vorhandenen Kotmassen, des Meconiums. Gegen Ende der Embryonalzeit oder auch erst nach der Geburt wird das Primärhaarkleid ganz oder teilweise gewechselt und durch derbere Haare, das sekundäre Haarkleid, ersetzt. Ob und wie lange Reste des Primärhaarkleides gemischt mit Sekundär- und Tertiärhaaren fortbestehen, ist ebensowenig klar, wie die Zahl der aufeinanderfolgenden „Härungen". Um die Pubertätszeit treten die für den Menschen charakteristischen, den Säugern fehlenden dichten und derben Bart-, Achsel- und Schamhaare als Pubertätshaare auf.

Die Haarbalgdrüsenanlagen vergrößern sich zu beutel- oder kolbenartigen Auswüchsen, die durch Verfettung und Zerfall ihrer zentralen kugelförmigen Zellen hohl werden. Mit dem so gelieferten Sekret, dem Sebum cutaneum, fetten sie die durchgebrochenen Haare ein.

Bei den Säugetieren legen sich an Kinn, Wangen, Lippen und Augenbrauen die dem Menschen fehlenden Spür- oder Sinushaare sehr früh in prinzipiell gleicher Weise wie die sinuslosen Haare an. Man sieht ihre ersten Anlagen als weiße Höckerchen. Sie weichen von der Entwicklung der gewöhnlichen Haare nur durch die Ausbildung eines Blutsinus und kavernösen Körpers in ihrem Balge ab.

Der Haarwechsel wird durch herabgesetzte Ernährung des Haares und seine Ablösung vom Keimlager eingeleitet. Dabei nimmt die Haarzwiebel die Gestalt eines besenartig aufgefaserten Kolbens an (Kolbenhaare im Gegensatz zu den Zwiebelhaaren). Das abgestorbene Haar wird nach der Haarbalgmündung zu verschoben und endlich durch das nachwachsende Haar oder durch mechanische Insulte aus dem Haarbalg entfernt.

Das Ersatzhaar bildet sich aus den Resten des Keimlagers auf der Papille in der schon beim Primärhaar beschriebenen Weise. Nicht nur intrauterin, sondern auch nach der Geburt entwickeln sich bei Mensch und Säugetier entweder direkt von der Epidermis oder bei manchen Tieren auch von der äußeren Wurzelscheide eines schon vorhandenen Haares unterhalb der Haarbalgdrüsenanlage aus neue Haarkeime.

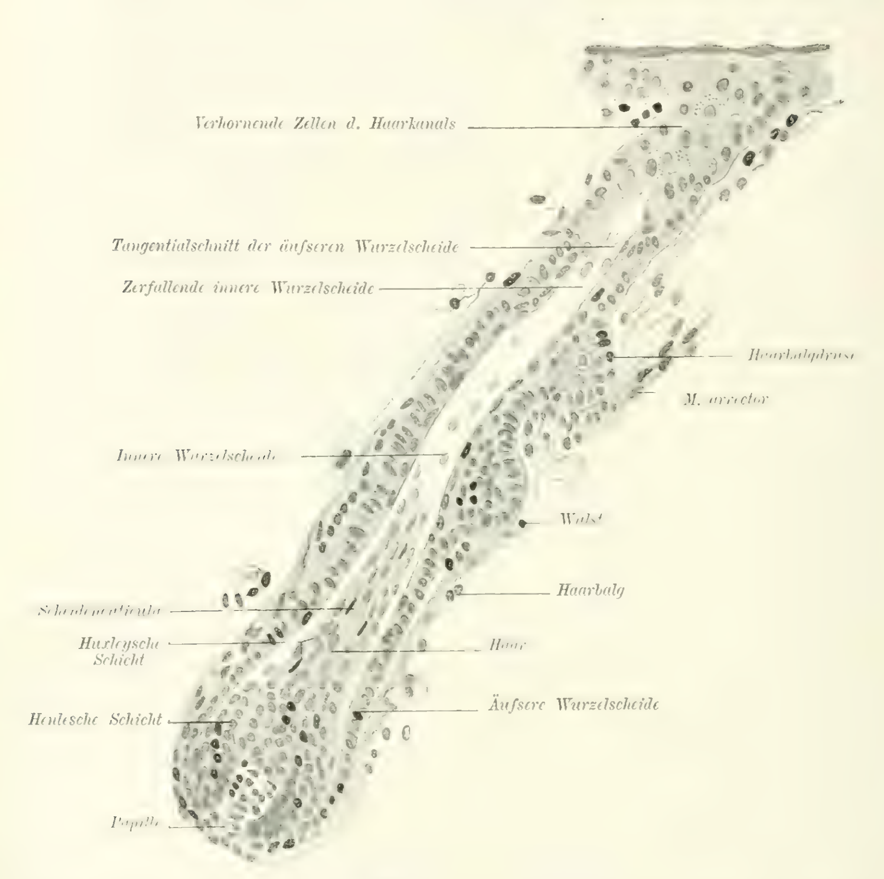


Fig. 180. Senkrechter Schnitt durch eine Wollhaaranlage in der Stirnhaut eines 5 monatl. menschl. Embryos (Scheidenhaar) nach Stöhr. Vergr. 230 : 1.

Die bei den Säugetieren sehr auffällige Gruppenstellung der Haare verwischt sich beim Menschen etwas. Kein Säugetier und kein Mensch sind normalerweise vollkommen haarlos. Sogar die Embryonen im erwachsenen Zustande haarloser Tiere, z B. der Wale, bilden, nach dem Gesetze der Vererbung, ein primäres Haarkleid aus, das sie aber noch in utero abwerfen und nicht ersetzen. Die fertigen Wale besitzen nur Spürhaare. Die Anlage der Haare kann verzögert sein, in seltenen Fällen ganz unterbleiben (Atrichie) oder abnorm schwach sein (Hypotrichose). Es kann aber auch beim Menschen in Ausnahmefällen das Primärhaarkleid nicht gewechselt werden und weiterwachsend einen hellen seidenweichen Pelz bilden

(Hunde- oder Haarmenschen). Ich habe diese Hemmungsbildung als Hypotrichosis lanuginosa oder Pseudohypertrichose im Gegensatz zur echten Hypertrichose bezeichnet, bei der abnorm starke und massenhafte Haare nach Ausfall der Lanugo entweder den ganzen Körper (universelle Hypertrichose) oder nur an einzelnen Körperstellen bedecken (partielle Hypertrichose).

Über die stammesgeschichtliche Ableitung der Haare besteht noch keine Einigung. Am wahrscheinlichsten sind sie von den Hautschuppen der Reptilien ableitbar, die sich durch funktionelle Anpassung unter Formveränderung bei gleichzeitiger reichlicher Innervation in Schutz-, Hautperspirations- und Fühlorgane umgewandelt haben.

Krallen, Hufe, Klauen, Nägel

sind homologe verhornte Schutzhüllen der Endphalangen der Finger und Zehen und bestehen aus verhornter Epidermis. Sie werden durch gefäßhaltige Cutisleisten und -papillen ernährt. An den Hufen usw. unterscheidet man die Hornwand, das Sohlenhorn und das Saumband. Der Hornwand entspricht beim Menschen die Nagelplatte, das Sohlenhorn ist zu dem zwischen Nagelbett und Finger- oder Zehenbeere gelegenen Nagelsaum, das Saumband zum Eponychium oder Periderm des Nagels umgebildet.

Die an den Hufen und Krallen der Tiere so mächtigen Cutis-

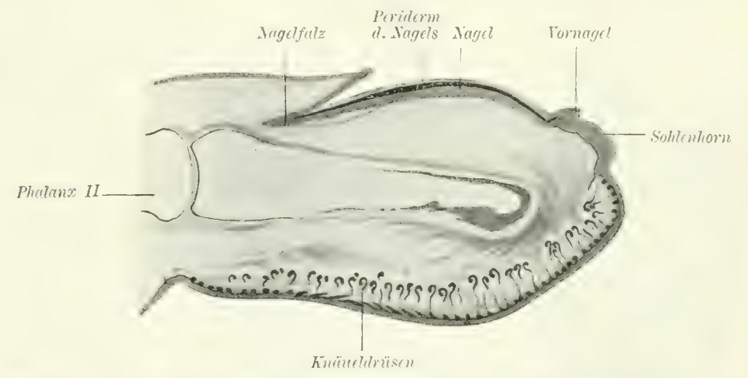


Fig. 181. Medianschnitt durch den Mittelfinger eines 5monatl. menschl. Embryos. Vergr. ca. 25 : 1.

plättchen und -papillen sind beim Menschen zu den unansehnlichen Cutisleisten des Nagelbettes, den Cutispapillen des Nagelfalzes und des Nagelsaumes zurückgebildet.

Die Anlage des Nagels leitet sich beim Menschen gegen Ende des dritten Monates durch eine Epidermisverdickung ein, die man das Nagelfeld nennt. Es breitet sich auf dem Rücken der Endphalangen aus, grenzt sich durch eine seichte Furche von der Anlage des Nagelwalles ab und geht distalwärts in das verdickte Sohlenhorn über, das sich seinerseits wieder von der Epidermis der Fingerbeere absetzt. Die Verhornung beginnt nun im Bereiche des Nagelfeldes, unter dessen Periderm und führt zur Bildung eines wurzellosen Hornplättchens, des

Vornagels (Fig. 181). Während die Abgrenzung des Nagelwalles unter Vertiefung der Grenzfurche zum Nagelfalz immer deutlicher wird, dehnt sich die Verhornung seitlich und namentlich auch über der Nagelwurzel proximalwärts aus. Hinter dem Vornagel bildet sich durch Verhornung der Zellen von dem Nagelbett und namentlich von dem Nagelfalz her der mit Wurzel versehene Nagel. Er sprengt durch sein Längenwachstum das Periderm und tritt nun frei zutage. Nur dicht über der Wurzel bleibt ein schmaler Saum des Periderms zeitlebens als Eponychium bestehen. Der durch den Nagel etwas abgeknickte Vornagel wird schließlich durch weitere Verhornung in den Nagel einbezogen. Nun überwächst der Nagel das zum Nagelsaum reduzierte Sohlenhorn und überragt beim ausgetragenen Kinde die Finger und Zehen mit seinem freien verdickten Rande, dem Reste des Vornagels. Dieser fällt bald nach der Geburt ab.

Der fertige Nagel liegt nicht mehr endständig, sondern dorsal verschoben auf der Endphalange.

Entwicklung der Hautdrüsen.

Die erste Anlage der Talg- oder Haarbalgdrüsen ist schon bei Schilderung der Haarentwicklung erörtert worden. Die kleinen beutelförmigen Ausbuchtungen der äußeren Wurzelscheide treiben sekundäre Knospen und bilden sich unter gleichzeitiger Verfettung ihrer zentralen Zellen zu zusammengesetzt alveolären Drüsen um. Nur an wenigen Körperstellen (Vorhaut, roter Lippensaum) entstehen Talgdrüsen unabhängig von Haaranlagen, direkt aus der Epidermis. Doch ist anzunehmen, daß ihre Anlagen auch an diesen Stellen anfänglich an allmählich rückgebildete Anlagen von Haaren geknüpft waren. Denn es liegen Beispiele vor, daß sich Talgdrüsen nach Rückbildung einer Haaranlage oder nach Ausfall des Haares als selbständige Gebilde erhalten.

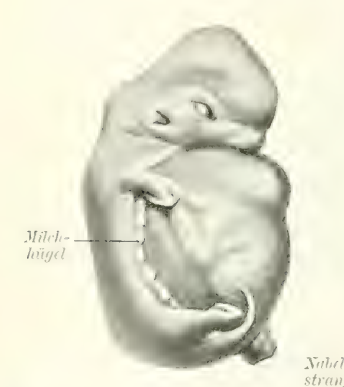


Fig. 182. In Milchhügel zerfallende Milchleiste eines Schweineembryos von 1,5 cm Länge. Vergr. ca. 3:1.

Die Knäuel- oder Schweißdrüsen legen sich als solide in die Cutis oder bis in die Subcutis einwachsende, sich schlängelnde und an dem blinden Ende nachträglich sich aufknäuelnde Epithelsprossen an (siehe Fig. 181). Die erste Anlage der Schweißdrüsen bemerkt man beim Menschen im fünften Monate. Im sechsten Monate entstehen durch Auseinanderweichen der axialen Drüsenzellen und der Epidermiszellen die Lichtungen und Mündungen, die Schweißporen. Die glatte, innerhalb der Basalhaut der Drüsen gelegene eigene

Muskulatur der Schweißdrüsen ist epidermidalen Ursprungs. Sie wird durch Umbildung der nach außen von den Drüsenzellen gelegenen Epithelien geliefert. Die auf der Außenseite des Knäuels jenseits der Basalhaut gelegenen glatten Muskelfasern entstammen der Drüsenportion des Haarbalgdrüsenmuskels, sind also mesoblastischer Herkunft.

Die **Milchdrüsen** bilden einen für die Ernährung der Jungen äußerst wichtigen Apparat. Sie finden sich bei den Placentaliern

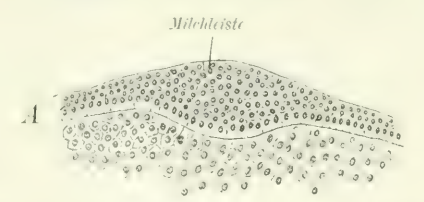


Fig. 183 *A*. Querschnitt durch die Milchleiste eines 1 cm langen Schweineembryos.

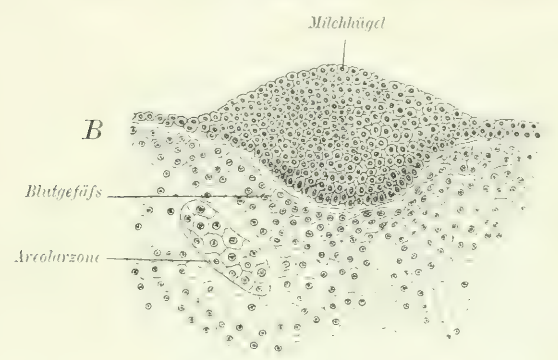


Fig. 183 *B*. Querschnitt durch einen Milchhügel eines 1,5 cm langen Schweineembryos.

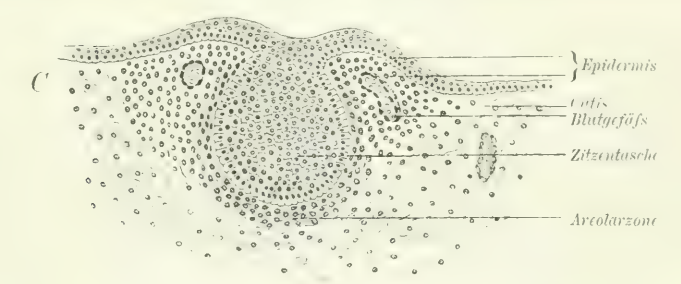


Fig. 183 *C*. Querschnitt durch die Mammartaschenanlage eines 6,5 cm langen Schweineembryos. Nach Profé. Vergr. ca. 200 : 1.

entweder in Reihen geordnet in ziemlich regelmäßigen Abständen in biserialer Anordnung und in wechselnder Zahl. Oder sie sind nur auf gewisse Körperstellen der Ventralseite (Achselhöhle, Brust, Bauch, Leistenregion oder, wie z. B. bei den Walen, auf die Gegend der großen Schamlippen) beschränkt als mindestens ein Paar, maximal aber, wie z. B. beim Schweine, als 7—8 oder wie bei dem Borstenigel (Centetes) sogar als 11 Paare vorhanden.

Die Mammarorgane der placentalen Säuger gehen, mag ihre Zahl auch noch so sehr wechseln, aus einem und demselben Primitivorgan, der Milchlinie, hervor. Sie reicht entweder von der Achselhöhle bis in die Inguinalgegend (z. B. beim Schwein und den Fleischfressern). Oder sie legt sich nur in dem Bereiche der Gegend, wo sich die typischen Mammarorgane entwickeln, also z. B. bei den meisten Affen, dem Elefanten und dem Menschen in der oberen Brustregion oder wie bei den Wiederkäuern und bei dem Pferde nur in der Inguinalregion an. Die Milchlinie besteht zur Zeit der höckerförmigen Extremitätenanlage aus einer jederseits deutlichen linearen Epidermisverdickung. Unter dieser verdickt sich dann auch das Cutisgewebe und nimmt die Milchlinie in einer seichten Rinne auf. Nun spricht man von einer Milchleiste. Die Milchleiste zeigt sehr bald auf dem Durchschnitte

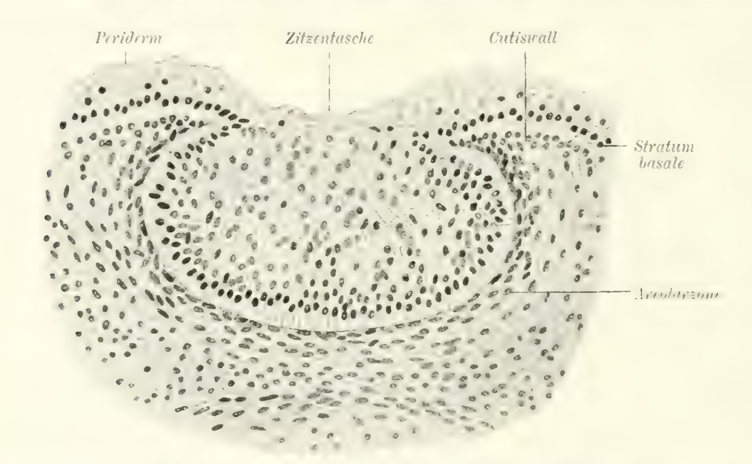


Fig. 184. Schnitt durch die Zitzentaschenanlage von einem 16 cm langen menschlichen Embryo. Vergr. ca. 200 : 1.

zuerst linsen-, dann mehr kugelförmige, bilateral symmetrische Epidermisverdickungen, die Milchhügel (Fig. 182 u. 183 *A*, *B*, *C*). Durch Schwund der zwischen den Milchhügeln gelegenen Teile der Milchleiste zerfällt die eine Zeitlang perlschnurartig verdickte Leiste in die allein übrigbleibenden Milchhügel.

Unter oberflächlicher Verhornung entsteht auf den kolbenförmig in die Tiefe wuchernden Milchhügeln eine kleine, napfartige Vertiefung, die von einer zellenreichen Cutiswucherung der Areolarzone umfaßt wird und sich durch einen mitunter deutlich erhöhten Rand, den Cutiswall, gegen die übrige Haut absetzt (Fig. 183 *C*).

In diesem Stadium bezeichnet man die napfförmige Epidermiswucherung mit ihrer Areolarzone und dem Cutiswall als Zitzentasche, denn aus ihr geht nur die Zitze und ihre Areola hervor (Fig. 184).

Die Anlage der Milchdrüsen erfolgt erst verhältnismäßig spät. Von der Basalschicht der Zitzentasche entstehen dreierlei verschiedene Organe, nämlich Haaranlagen mit Talgdrüsen, lange Epithelsprossen und die Milchsprossen. Durch die Verästelung der Milchsprossen und deren weiteres Wachstum entsteht je eine tubulöse Milchdrüse mit ihrem Ausführungsgang (Fig. 185). Die Milchsprossen erhalten eine axiale Höhlung und münden dann am Boden der Zitzentasche als Milchgänge auf einer Stelle, die man als Drüsenfeld bezeichnet. Bei einem anderen Typus, so z. B. beim Rinde, mündet die ganze Milchdrüsengruppe mit ihren Milchgängen durch einen einzigen Ausführungsgang, den Strichkanal. In einiger Entfernung vor ihrer Mündung können sich die Milchgänge später zu spindelförmigen Auf-



Fig. 185. Schnitt durch die Mammartaschenanlage eines 20 cm langen weiblichen Schweineembryos nach Profé. Vergr. ca. 200:1.

treibungen, dem Milchsinus, erweitern. Im Bereiche des Drüsenfeldes bilden sich die Haar- und Talgdrüsenanlagen zurück. An der ausgebildeten Brustwarze findet man im Gegensatze zur Areola nur die Milchgänge und die mit deren Mündungen verbundenen Talgdrüsen, aber keine Haare mehr.

Die Zitzen- oder Papillenbildung erfolgt auf verschiedene Weise. Entweder erhebt sich das Drüsenfeld mitsamt dem Cutiswall durch kegelförmiges Auswachsen der benachbarten Haut. Das Drüsenfeld liegt dann schließlich auf der Spitze der so entstandenen Zitze, die man als primäre Zitze bezeichnet (Fig. 186 *A*). Oder der Cutiswall bleibt wie z. B. beim Menschen und Affen flach und wird unter Ausbildung von glatter Muskulatur, Haaren und Talgdrüsen zum Warzenhof oder zu der Areola mammae, während der Boden der Zitzentasche mit dem

Drüsenfeld über das Niveau der Areola emporwächst und die Milchwarze oder Mamilla bildet. Diese Art der Zitzenbildung liefert eine als sekundäre Zitzen bezeichnete Form (Fig. 186 *B*).

Es ist von Interesse, daß schon bei dem eierlegenden Schnabeltier in der Bauchgegend ein ganz rudimentärer Säugeapparat in Form eines Drüsenfeldes be-

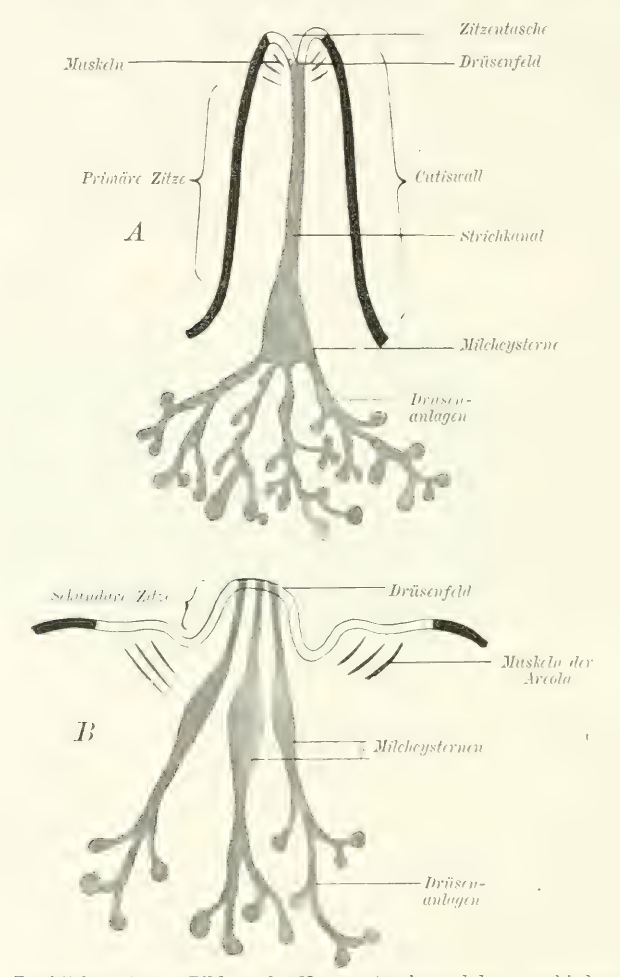


Fig. 186 *A* u. *B*. Zwei Schemata zur Bildung der Mammartasche und der verschiedenen Zitzenformen.
A. Primäre Zitze vom Rinde.
B. Sekundäre Zitze vom Menschen.
Das Gebiet der Zitzentasche ist weiß gehalten.

steht, in welchem eine ganze Gruppe von schlauchförmigen Drüsen ausmündet. Das noch kaum als „Milch" zu bezeichnende fetthaltige Sekret dieser Drüsen wird von dem Jungen abgeleckt. Milchdrüsen und Knäueldrüsen der Haut sind aus einer tubulösen Hautdrüsenform durch divergente Entwicklung hervorgegangen. Wie die tubulösen Hautdrüsen entwickeln auch die Milchdrüsen epitheliale innerhalb der Drüsenlimitans gelegene glatte Muskeln. Ein weiterer Vergleich der ver-

schiedenen Entwicklungsstadien der Mammarorgane der Placentalier mit dem Säugeapparate der Echidna und Beuteltiere ist zurzeit mit Sicherheit nicht durchzuführen.

Bei den Placentaliern werden vielfach mehr Milchhügel als die normale Zahl der Mammae angelegt. Sie bilden sich entweder spurlos zurück oder entwickeln sich nur zu überzähligen Warzen oder Zitzen (Hyperthelie) oder aber zu überzähligen Mammae (Hypermastie). Beim Menschen sind bis zu vier Paaren biserial angeordneter und milchender Mammarorgane beobachtet worden, die z. T. kranial, z. T. kaudal von den beiden normalen pektoralen Mammae sich fanden. Auch der menschliche Embryo in Fig. 119 *B* zeigte einen überzähligen Milchhügel unter der linken normalen Mammaranlage.

Dagegen spricht man von Hypomastie, wenn die Zahl der Mammarorgane unter der gewöhnlichen zurückbleibt. Biserial angelegte und hintereinander gelegene Mammarorgane können wie beim Rinde oder der Ziege zu einem Euter zusammengeschoben werden. Dabei können am vorderen oder hinteren Euterende noch rudimentäre, mitunter sogar undurchbohrte Afterzitzen auftreten.

Rudimentär bleiben meist die Mammarorgane männlicher Individuen. Doch sondern die Mammae der Neugeborenen beiderlei Geschlechtes vorübergehend ein milchiges, als „Hexenmilch" bezeichnetes, Sekret ab, das nach den einen durch fettige Einschmelzung der axialen Zellen der Drüsengänge entsteht, nach anderen als wirkliches Sekret der Milchdrüse zu betrachten ist. Auch kennt man Beispiele von erwachsenen milchenden Ziegen- und Schafböcken sowie von säugenden Männern. Bei dem weiblichen Geschlechte wuchern zur Zeit der Geschlechtsreife und noch mehr bei eintretender Schwangerschaft die Drüsenanlagen durch Bildung von Seitensprossen und Alveolen. Die Sekretabsonderung beginnt schon vor der Geburt der Frucht. Nach beendetem Säugegeschäft bilden sich beträchtliche Drüsenteile wieder zurück.

II. Entwicklung des Nervensystems.

1. Zentralnervensystem.

Die Scheidung des Ektoblasts in die Neuralplatte und in das Epidermisblatt, sowie die erste Anlage des Rückenmarkes und Gehirnes bis zur Gliederung in dessen Hauptabschnitte und in die Anlage der Ganglienleiste sind schon auf Seite 116 geschildert worden.

a) Entwicklung des Rückenmarkes.

Die epithelialen Seitenwände des Medullarrohres verdicken sich durch Zellvermehrung beträchtlich. Der Boden und das Dach des Rohres aber bleiben dünn und rücken als Deck- und Bodenplatte in die Tiefe der dorsalen und ventralen Commissur, wo sie später, als Commissura ventralis und dorsalis, beide Rückenmarkshälften verbinden (siehe die Fig. 99 u. 190).

In histologischer Hinsicht sondern sich die Zellen des Medullarrohres folgendermaßen. Das anfangs gleichartige Epithel des Medullarrohres (Fig. 83) scheidet sich

1. in die noch längere Zeit epitheliale Beschaffenheit zeigenden Zellen des Stützgerüstes, oder die Spongioblasten, sowie
2. in die sich zu nervösen Elementen umbildenden Zellen oder Neuroblasten.

1. Die Zellen der mehrschichtigen Wand des Medullarrohres lagern sich mit ihren kernhaltigen Teilen verschränkt. Die kernfreien Enden bleiben stets der inneren oder äußeren Oberfläche der Medullarplatte zugekehrt. Im Leibe dieser Zellen kommt es zur Scheidung in eine durchsichtige und in eine streifig-körnige Substanz, die sich allmählich an der Peripherie der Zelle in Form eines korbartig die Innenmasse umschließenden Fadenwerkes ansammelt. Dann verschmälern sich die der Lichtung des Medullarrohres zugekehrten Zellenleiber und werden zu pfeilerartigen, schlanken Gebilden, den Stützzellen oder Spongioblasten (Fig. 187). Diese behalten nur an ihrem freien Ende ihre ursprüngliche Breite bei und bilden eine dünne, netzartige innere Grenzschicht, die Limitans interna. Das der Peripherie des Medullarrohres zugekehrte Ende dieser Stützzellen wandelt sich in ein vielfach verästeltes, anfangs eng-, später weitmaschiges Gerüstwerk um. Es bildet die später dicht unter der Meninx vasculosa gelegene äußere Grenzschicht oder die Limitans externa (Fig. 188 und 189).

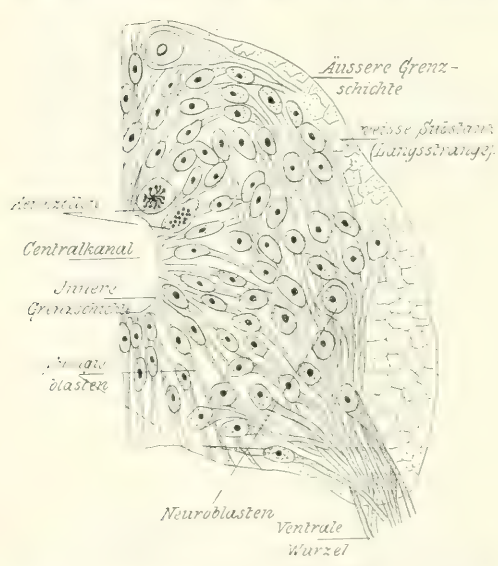


Fig. 187. Querschnitt durch das Rückenmark eines Forellenembryos nach W. His. Vergr. 550:1.

Die so gebildete Stützsubstanz oder das Neurospongium wächst dann durch Vermehrung der Spongioblasten. Die an den Zentralkanal des Rückenmarkes und die Höhle der Hirnbläschen grenzenden, sich dicht aneinander lagernden Leiber der Spongioblasten werden zum Ependym. Die Ventrikelfläche der die ganze Dicke des Rückenmarkes radiär durchsetzenden Ependymzellen trägt Cilien. Wesentlich später treten die stern- oder spinnenförmigen Neurogliazellen auf. Sie gehen aus indifferent gebliebenen Zellen des Medullarrohres hervor (Fig. 189).

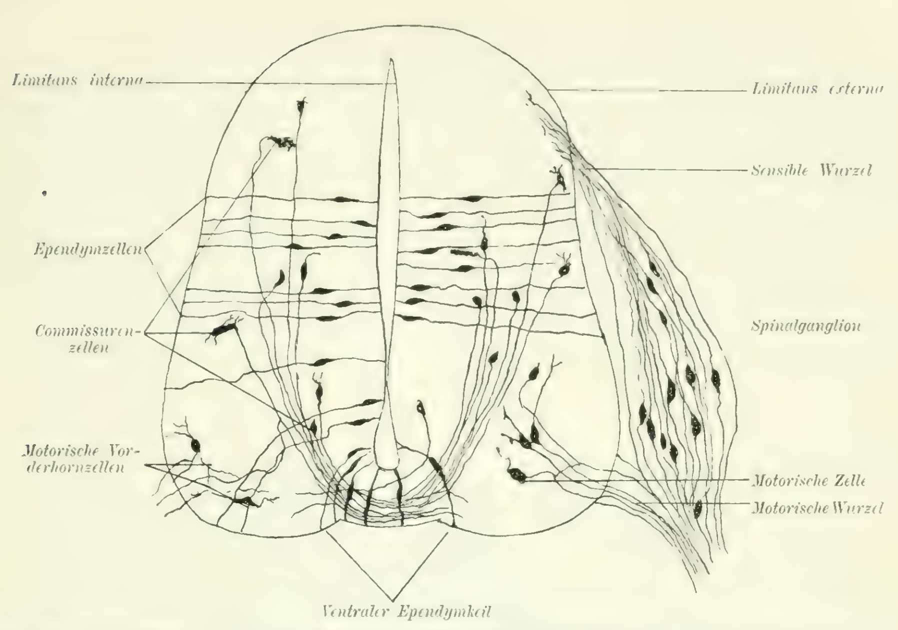


Fig. 188. Querschnitt durch das Rückenmark eines Fledermausembryos (Vespertilio auritus) von 1,25 cm Länge nach Retzius. Behandlung nach Golgi.

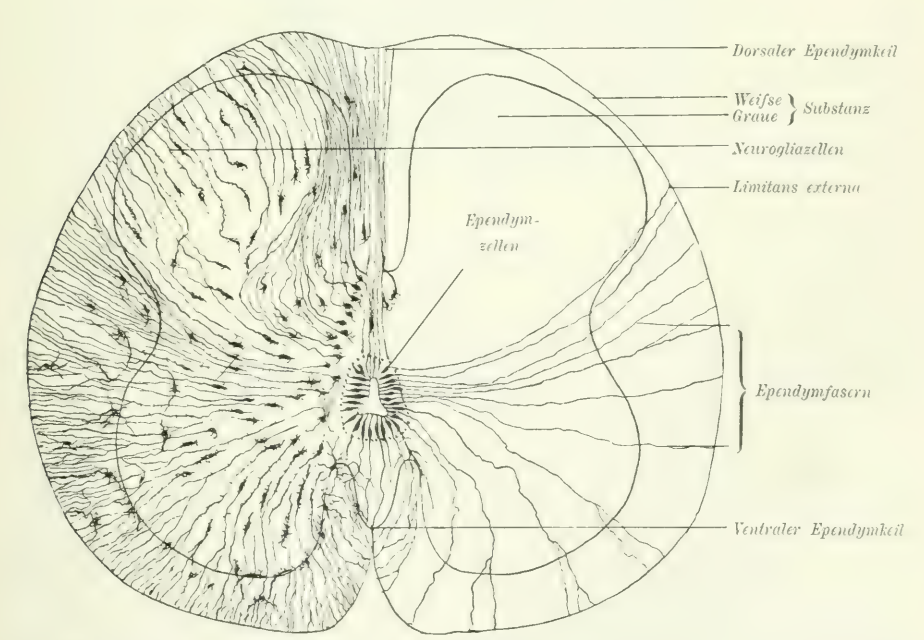


Fig. 189. Querschnitt durch das Rückenmark eines menschlichen Embryos von 14 cm Länge nach Lenhossek. Behandlung nach Golgi.

2. Zwischen den der Lichtung des Medullarrohres zugekehrten Enden der Spongioblasten sieht man schon sehr früh helle, kugelige, in lebhafter Vermehrung begriffene Zellen. Ihr Plasma häuft sich zu einem dem Kerne einseitig aufsitzenden Conus an, und dieser wächst als Neurit oder Achsenzylinderfortsatz zu einer feinen Nervenfaser aus. In diesem Zustande nennt man die Zellen Neuroblasten (siehe Fig. 187).

Die Neuroblasten schieben sich aus ihrer anfänglich zentralen Lage in die Lücken des Neurospongiums bis zur peripheren verästelten Schicht desselben vor und sammeln sich an derselben zu einer schmalen Zone an. Ihre Neuriten wachsen teils als intramedullare Nervenfasern

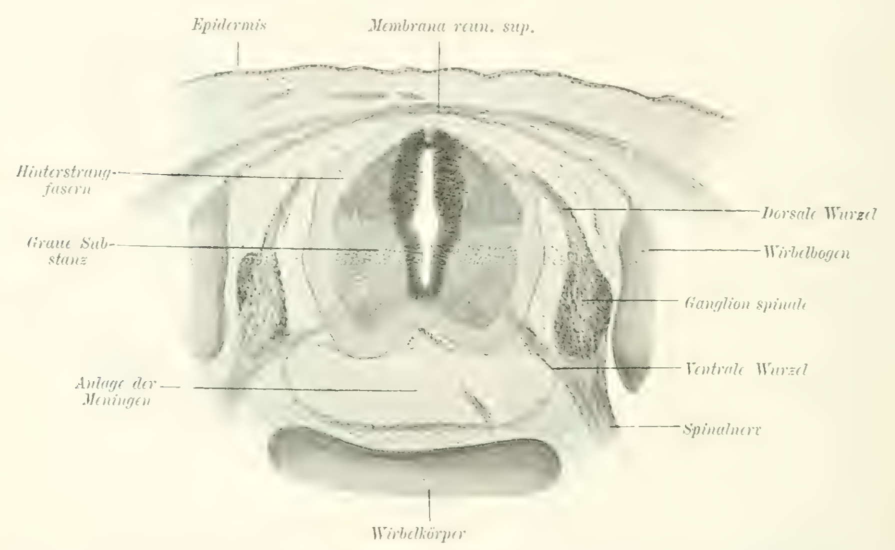


Fig. 190. Querschnitt durch das Brustmark eines menschl. Embryos von 1,9 cm Länge (Fig. 199 *B*). Vergr. 60 : 1.

sich kreuzend und die ventrale Commissur bildend durch die Bodenplatte aus einer Rückenmarkshälfte in die andere (Fig. 188), teils in die Längsstränge des Markes ein (Strangzellen). Teils entsenden sie, soweit sie als Vorderhornzellen in dem ventralen Gebiete des Medullarrohres in ursprünglich segmentaler Anordnung liegen, durch die periphere Schicht des Neurospongiums Neuritenbündel als motorische Wurzeln der Spinalnerven in den Körper zu den Muskelplatten (Fig. 188 und 101). Diesen zu Stämmchen vereinigten Neuritenbündeln entsprechen besondere Gruppen von motorischen Neuroblasten, sogenannte motorische Kerne.

Jede Nervenfaser entsteht somit aus dem Neuriten eines Neuroblasten, der erst später die als Dendriten

bekannten verästelten Ausläufer treibt und dann als Ganglien- oder Nervenzelle bezeichnet wird.

Je eine Ganglienzelle mit den Dendriten, dem Neuriten und seinen feinen Kollateralen sowie seinem Endbüschel bildet eine Nerveneinheit oder ein Neuron. Aus ungezählten Tausenden solcher Neurone baut sich das Nervensystem auf. Die Endbüschel können in den nervösen Zentralorganen mit den Dendriten anderer Zellen in Kontakt treten oder als motorisches Neuron an einer Muskelfaser als sensibles Neuron an einer peripheren Neuroepithelzelle enden. Man kann Binnenneuronen, welche im Gehirn oder Rückenmark gelegen sind, und Außenneuronen, die ganz oder teilweise außerhalb der Zentralorgane gelagert sind, unterscheiden.

An Stellen des Rückenmarkes, von denen aus größere Organkomplexe (Extremitäten) mit Nerven versorgt werden, entstehen durch bedeutendere Anhäufungen von motorischen Ganglienzellen, die Hals- und Lendenanschwellung.

Die zentrale graue Substanz besteht aus sich vermehrenden Ganglienzellen und überwiegt an Masse anfänglich bedeutend über die periphere die marklosen Neuriten enthaltende weiße Substanz (siehe Fig. 190). Sie nimmt durch immer zahlreichere einwachsende Neuriten langsam an Dicke zu.

Erst verhältnismäßig spät erhalten die in der weißen Substanz gelegenen Nervenfasern ihre Myelinscheiden (siehe unten).

Das anfänglich bis zur Schweifspitze reichende Medullarrohr bleibt an seinem im Bereiche der Schwanzwirbelsäule gelegenen Teile rudimentär oder bildet sich zurück. Epitheliale Reste dieser Strecke bestehen im Filum terminale zeitlebens. Abgesehen von dieser Rückbildung des Schwanzmarkes wird das Rückenmark noch dadurch relativ kürzer, daß es von der rascher wachsenden Wirbelsäule an Länge überholt und so sein Kaudalende scheinbar kopfwärts verschoben wird. Dadurch kommt sein zapfenförmig zugespitztes Ende, der Conus terminalis, schließlich in seine für die Säugetiere definitive, etwa im Bereiche des letzten Lendenwirbels befindliche Lage. Bei dem Menschen liegt der Conus terminalis im sechsten Monate am Anfange des Kreuzbeinkanals, bei der Geburt etwa in der Höhe des dritten und einige Jahre später dauernd am unteren Rande des ersten Lendenwirbels.

b) Entwicklung des Gehirnes.

Gleichzeitig mit der Anlage der primitiven Augenblasen erfährt die Hirnanlage durch starkes Längenwachstum eine bogenförmige Krümmung, derart, daß der Scheitel der Krümmung durch das Mittelhirn gebildet wird. Zu dieser Scheitelkrümmung ge-

sellen sich dann noch die Brücken- und die Nackenkrümmung (Fig. 192). Die bei den Amphibien und Fischen kaum angedeutete Scheitelkrümmung nimmt bei den Vögeln und Säugetieren zu und erreicht mit den beiden anderen Krümmungen bei dem Menschen ihre höchste Ausbildung.

Die Lichtungen der Hirnanlagen bestehen als die vier Hirnventrikel zeitlebens. Aus dem Hohlraume des Prosencephalon werden nach Abgliederung der Großhirnanlagen die beiden Seitenventrikel und das Foramen interventriculare (Fig. 191 u. 192). Der Hohlraum der Mittelhirnanlage wird zum dritten Ventrikel, der mit dem Hohlraume des Rautenhirnes oder dem vierten Ventrikel

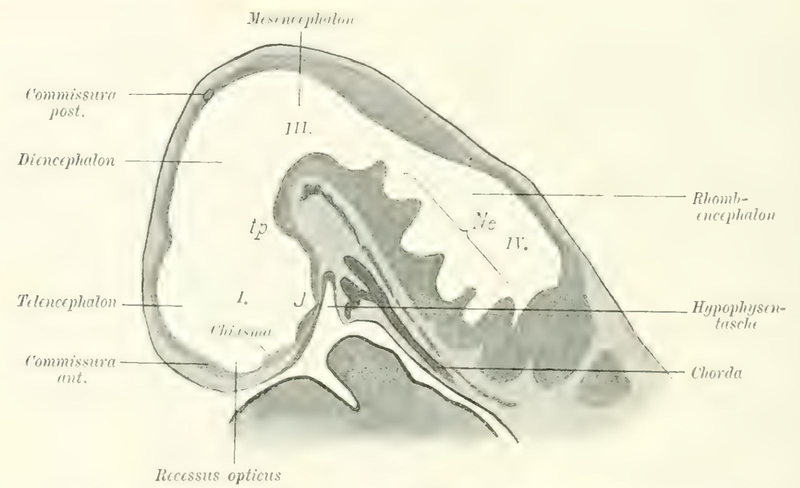


Fig. 191. Medianschnitt durch den Kopf eines Schafembryos von 20 Tagen. *I*, *III*, *IV* = erster, dritter, vierter Ventrikel, *Ne* = Neuromeren, *tp* = Tuberculum post., *J* = Infundibulum.

durch den Aquaeductus cerebri in Verbindung steht (siehe Fig. 191 u. 192).

Wie die Wände des Medullarrohres, so bestehen auch die Wände der Hirnanlage aus dichtgedrängten Epithelien, welche sich in Spongioblasten und Neuroblasten sondern. Dann verdickt sich die Hirnwand durch Anhäufung von Ganglienzellen zu grauer und durch deren Neuritenbildung zu weißer Substanz. Nur an wenigen Stellen, wie an der Decke des dritten und vierten Ventrikels, bleibt die Hirnwand dünn und epithelial, oder sie bildet durch Ausstülpungen die Hypophyse und Epiphyse (siehe die Fig. 82 u. 197). Graue und weiße Substanz sind aber im Gehirne im Gegensatze zum Rückenmark sehr ungleichartig verteilt, sofern sich das die Hirnventrikel begrenzende Höhlengrau und die peripheren Ganglienschichten oder das Rindengrau unterscheiden lassen. Von diesem werden verdickte Stellen

durch Einwachsen von Nervenfaserlagen als Stammganglien abgegliedert.

Auch im Gehirne entstehen motorische Neurone von motorischen Nervenzellen aus (siehe unten). Eine große Zahl intracerebraler Leitungsbahnen verbindet bilateral symmetrische und homologe graue Hirnteile beider Hirnhälften als Commissuren oder hintereinander in einer Hirnhälfte gelegene graue Massen als längsverlaufende Assoziationssysteme. Ich gebe in folgendem die Grundzüge der Entwicklung der einzelnen Hirnteile.

1. Am mächtigsten entfaltet sich nach Scheidung des Vorderhirnbläschens in Zwischen- und Großhirn das Großhirn der Säuger und

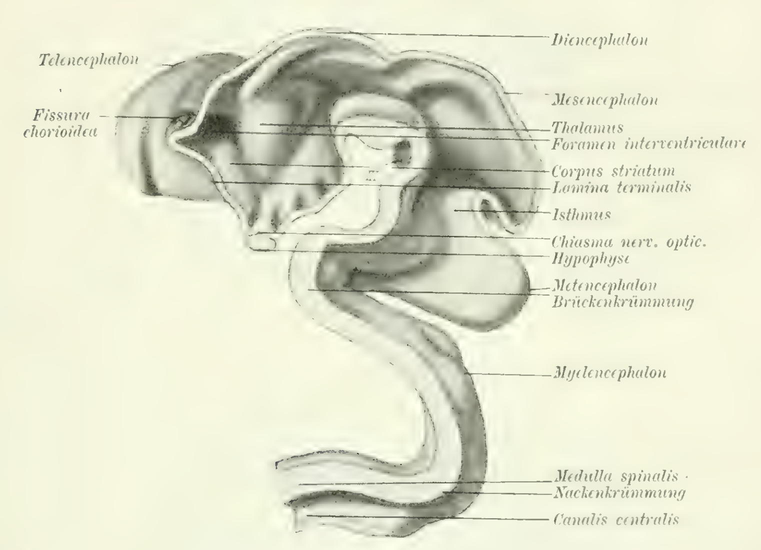


Fig. 192. Modell einer median halbierten Gehirnanlage von einem 4½ wöchentl. menschl. Embryo. Nach His modelliert von F. Ziegler.

vor allem des Menschen. Die Hemisphärenanlagen überwachsen die übrigen Hirnteile in kaudaler Richtung, ohne jedoch bei Säugetieren wie bei dem Menschen das Kleinhirn zu decken (Fig. 193 u. 194). Sie werden als Hirnmantel dem übrigen Hirnstamm gegenübergestellt. Durch energisches Auswachsen der Seitenteile der Hemisphären im Gegensatze zu deren langsamer wachsenden medianen Gebiet entsteht die beide Hemisphären trennende Mantelspalte. In diese wächst später der Sichelfortsatz der Pachymeninx herunter. Die medialen Hemisphärenflächen platten sich ab und gehen durch die Mantelkante in die konvexen Flächen der Hemisphären über.

Vor dem Foramen interventriculare liegt die der Hemisphärenwand gegenüber im Dickenwachstum zurückgebliebene Schlußplatte oder

Lamina terminalis (Fig. 192 u. 193). Sie bildet einen Teil der Vorderwand des dritten Ventrikels und setzt sich ventral in die Wand des Trichters fort, verdickt sich nach vorn und entwickelt senkrecht aufsteigende Fasern, die sich von beiden Seiten zur Bildung des Gewölbes aneinanderlegen. Durch teilweise Verwachsung der medialen Hemisphärenwände entsteht im dritten Monate das Septum pellucidum vor dem Foramen interventriculare und über der Schlußplatte. Das zwischen seinen beiden Platten gelegene Cavum septi pellucidi ist ein durch unvollständige Verwachsung der medialen Hirnwände ausgesparter Raum und mit den Ventrikeln nicht gleich-

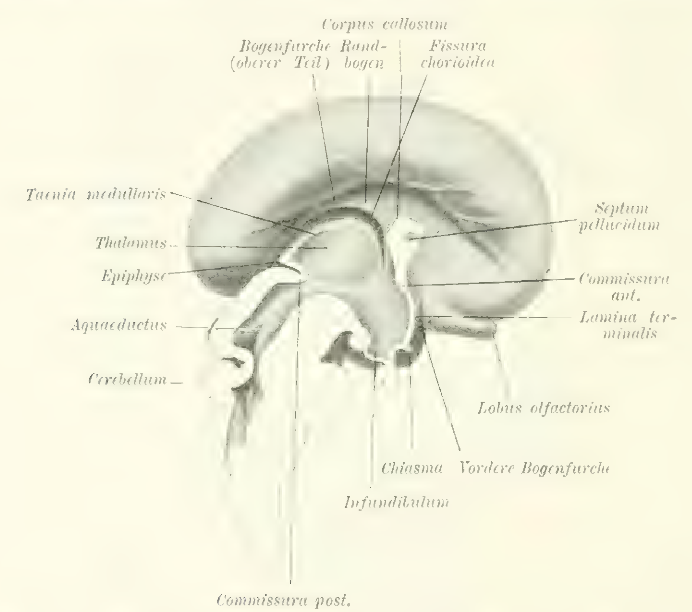


Fig. 193. Mediale Ansicht der median abgetrennten linken Großhirnhemisphäre eines menschlichen Embryos von 4 Monaten. Nach Marchand. Vergr. 2 : 1.

wertig. Quere aus den Hemisphären hervorwachsende Faserbündel bilden ebenfalls im dritten Monat die rasch nach hinten an Ausdehnung zunehmende Commissura maxima oder den Balken. Die Massa intermedia des dritten Ventrikels ist die Folge einer teilweisen Verwachsung der medialen Thalamuswand, aber keine Commissur.

Auf den anfänglich glatten Hemisphärenwänden treten bei dem Menschen im zweiten und dritten Monate Einfaltungen als Totalfurchen oder Hirnfissuren auf (Fissura lateralis, Fissura hippocampi, Fissura chorioidea und Fissura parieto-occipitalis). Ihre gegen die Ventrikelhöhlen vorspringenden Scheitel bedingen die Bildung der Streifenhügel, des Gewölbes, des Ammonshornes, des Calcar avis

und der Tela chorioidea. Diese am fertigen Gehirne stets vorhandenen Fissuren können, da sie zuerst erscheinen, als Primärfurchen von den späteren, im Anfang des sechsten Monats auftretenden seichten und mehr variabeln Rinden-, Sekundärfurchen oder Sulci, deren Faltenkante die Innenwand der Hemisphären nicht erreicht, unterschieden werden. Als wichtigste Sekundärfurche tritt nach Beginn des sechsten Monates die Zentralfurche, sowie noch später die minder wichtigen übrigen auf. Bei der Geburt sind alle Haupt-

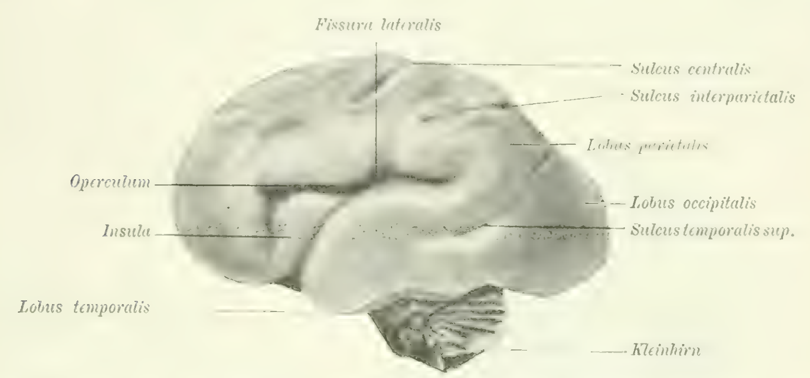


Fig. 194. Seitenansicht der linken Hirnhälfte eines menschl. Embryos aus der Mitte des 6. Monats nach Retzius.

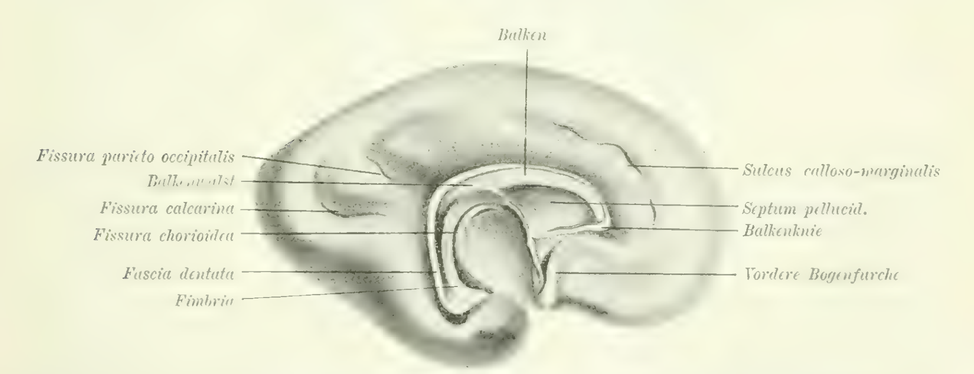


Fig. 195. Mediale Ansicht der linken Hemisphäre eines 5 monatl. menschl. Embryos nach Marchand. Vergr. 2:1.

furchen an der Hirnoberfläche deutlich. Eine an der medialen Hemisphärenfläche auftretende „Vordere Bogenfurche" (siehe Fig. 195) wird als Schrumpfungserscheinung erklärt. Zwischen den Fissuren und Sulci bilden sich die Gyri aus.

Als erste Primärfurche entsteht die Fissura lateralis (Sylvii) an der seitlichen Konvexität der Großhirnanlagen. In ihrem verdickten Boden, dem Corpus striatum, sondern sich die wuchernden Ganglienzellenanhäufungen in den Nucleus caudatus, den Nucleus lentiformis und das Claustrum. Die äußere Fläche des Corpus striatum erhält fächerförmige Furchen und Windungen und wird

zur Insel. Corpus striatum und Insel werden zum Hirnstamm gerechnet. Die Hemisphäre umgibt die Insel als ein nach unten offener Halbring und wird daher auch als Ringlappen bezeichnet. Sein vor der Fissura lateralis gelegener Teil wird zum Stirn-, der hinter ihr gelegene Schenkel zum Schläfenlappen. Die Konvexität des Ringlappens wird Scheitellappen. Der Hinterhauptslappen wird durch die Fissura parieto occipitalis abgegliedert (Fig. 195).

Die Halbringform der Hemisphären bedingt auch eine halbringförmige Umgestaltung ihrer Ventrikel, die außerdem noch durch die Ausbildung der Hemisphärenlappen beeinflußt wird. Schließlich bildet jeder Seitenventrikel eine bogenförmige Höhle mit einem in dem Stirnlappen gelegenen Recessus frontalis, einem im Schläfenlappen gelegenen Recessus temporalis und einem im Occipitallappen gelegenen Recessus occipitalis. In den Recessus frontalis ragt der Streifenhügel, in den Recessus temporalis das Ammonshorn, in den Recessus occipitalis der Calcar avis und die Eminentia collateralis wulstartig herein. Zwischen Streifenhügel und Gewölbe bleibt die Pars centralis des Seitenventrikels mit der durch eine Vene hervorgewölbten Stria terminalis übrig. Diese Schilderung wird jedem verständlich sein. Die aus der Form des Ausgusses der Seitenventrikel entnommene Bezeichnung der Recessus als „Hörner" der Seitenventrikel ist unverständlich und gehört längst in die anatomische Rumpelkammer.

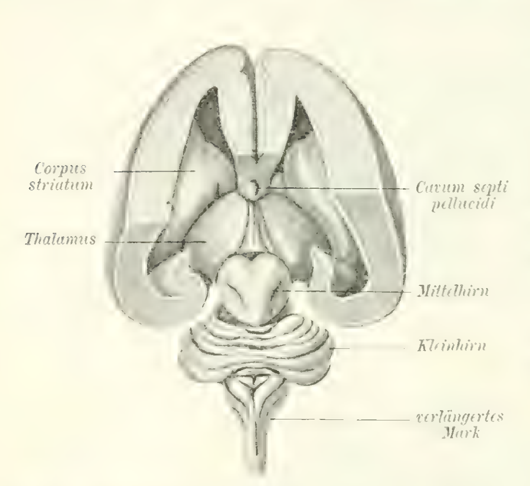


Fig. 196. Gehirn eines menschl. Embryos von 5 Monaten mit eröffneten Ventrikeln nach Wegnahme des Balkens, des Fornix und der Tela chorioidea superior mit der Epiphyse. Nach Kölliker. Vergr. ca. 1:1.

Schon in der fünften Woche entstehen zwei parallele Bogenfurchen auf der medialen Seite des Ringlappens: die Fissura hippocampi und unter ihr die Fissura chorioidea (Fig. 195). Sie umfassen sichelförmig den Streifenhügel von dem Foramen interventriculare bis zum Ende des Schläfenlappens und begrenzen den zwischen ihnen gelegenen Randbogen. Die Fissura chorioidea enthält zwischen ihren beiden epithelial gebliebenen Blättern die Tela chorioidea anterior, deren Seitenteile durch Wucherung der Blutgefäße zu den Plexus chorioidei laterales werden und den Liquor cerebrospinalis liefern (Fig. 199).

Tractus und Bulbus olfactorius sind ebenso wie der „Sehnerv" und die Netzhaut ausgestülpte Teile der Hemisphärenwand, somit eigentlich ein Riech- und Sehlappen. Man muß sie deshalb auch richtiger als Rhinencephalon und Ophthalmencephalon bezeichnen. Das Rhinencephalon des Menschen bleibt im Vergleiche zu dem viel ausgebildeteren mancher Tiere auffallend klein (Fig. 193 u. 198). Die Höhle des Rhinencephalon kommuniziert z. B. bei manchen Säugetieren, z. B. beim Pferde, aber nicht beim Menschen, zeitlebens mit den Seitenventrikeln.

2. Das Zwischenhirn (Diencephalon). Die Seitenwandungen dieses Gebietes verdicken sich zu den Sehhügeln und ihren grauen Kernen derart, daß die Lichtung nur als senkrecht gestellte Spalte zum dritten Ventrikel wird. Der dünne Boden des dritten Ventrikels stülpt sich zum Trichter aus, dessen Spitze mit dem Hirnanhang oder der Hypophyse verwächst (Fig. 191 u. 197). Diese entsteht, entsprechend dem verschiedenen Aufbau ihrer beiden auch an dem fertigen Organe noch unterscheidbaren Lappen, aus einer größeren vorderen und kleineren hinteren Anlage. Die vordere Anlage bildet sich beim Hühnchen am vierten Tage, beim Menschen in der vierten Woche, als flache, taschenförmige Ausbuchtung des Daches der primitiven Mundhöhle dicht vor dem Rachenhautrest und vor dem vorderen

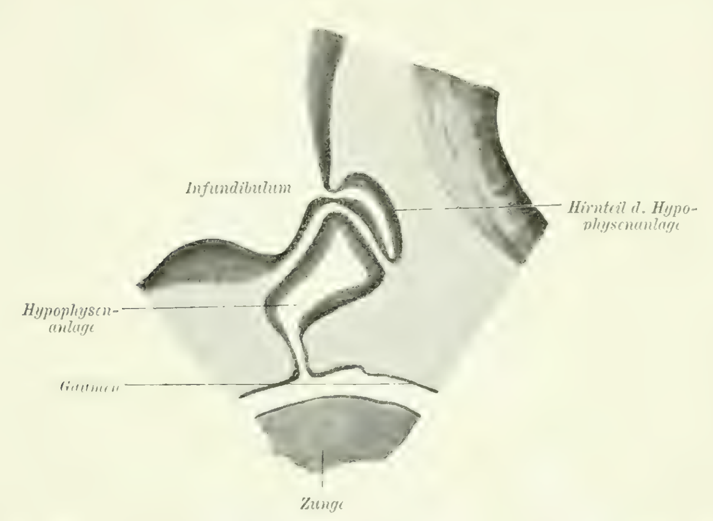


Fig. 197. Medianschnitt durch die Hypophysenanlage eines 1 cm langen Katzenembryos. Vergr. ca. 50 : 1.

Ende der an die Rachenhaut grenzenden Schädelchorda (Fig. 197). Dieser Teil der Epiphyse entstammt somit der Epitheltapete der primitiven Mundbucht, dem Epidermisblatt. Durch Abschnürung von ihrem Mutterboden wird die Hypophysentasche zu dem Hypophysensäckchen, welches durch den Hypophysengang entweder wie z. B. bei den Haien zeitlebens mit dem Mundhöhlenepithel zusammenhängt oder wie bei dem Menschen und den Säugetieren durch die Bildung der Schädelbasis vom Dache der Mundhöhle abgetrennt und an den Boden des Zwischenhirns verlagert wird. Ausnahmsweise kann aber auch noch bei dem Menschen ein den Keilbeinkörper durchsetzender, die Sattelgrube mit dem Dache der Rachenhöhle verbindender Kanal mit gefäßreichem Gewebe als Canalis craniopharyngeus bestehen

bleiben. Die hintere Anlage der Hypophyse, ein Teil der Trichterwand, legt sich der Hinterfläche der vorderen Anlage an und stülpt sie nach vorn etwas ein.

Das aus einer geschichteten Epithelwand bestehende Hypophysensäckchen treibt nun (beim Menschen gegen Ende des zweiten Monats) schlauchartige Ausbuchtungen, die Hypophysenschläuche. Sie werden von blutgefäßreichem Bindegewebe umscheidet und durchwachsen. Der so entstandene drüsenartige vordere Hypophysenlappen verwächst dann durch Bindegewebe mit dem hinteren, aus dem Trichter hervorgegangenen Lappen, in welchem sich bei niederen Wirbeltieren Nervenzellen und -fasern ausbilden. Bei den höheren Tieren besteht dieser Teil nur aus Spindelzellen.

Die Decke des Zwischenhirns erhält sich als einfache Epithellage und wird durch die Meninx vasculosa in Gestalt der Tela chorioidea anterior mit den Plexus chorioidei eingestülpt. Das Epithel der Tela chorioidea verbindet sich mit der Oberfläche des Sehhügels durch die aus markhaltigen Nervenfasern bestehenden Taeniae thalami optici.

Bei allen Wirbeltieren stülpt sich die Deckplatte des Zwischenhirnes (beim Menschen im Laufe des zweiten Monats) dort, wo sie in die Mittelhirndecke übergeht, als der kegelförmige, hohle Processus epiphyseos oder Epiphysenfortsatz aus (Fig. 82). Mit seiner Spitze zuerst nach vorn gerichtet, klappt er nachträglich nach hinten um und wird zur Zirbeldrüse oder Epiphyse. Bei den Vögeln treibt der Epiphysenfortsatz epitheliale Schläuche in seine gefäßreiche bindegewebige Umgebung. Sie werden zu kleinen mehrschichtigen Epithelblasen mit oberflächlichen Flimmerzellen. Der Stiel der Epiphyse bleibt als trichterförmige Ausbuchtung der Zwischenhirndecke erhalten. In ähnlicher Weise wird die Epiphysenanlage auch bei den Säugetieren in anfänglich hohle, später aber solide Epithelkörper zerlegt, welche von leukocytenähnlichen Rundzellen durchsetzt sind. Bei dem Erwachsenen bilden sich in den Epiphysenfollikeln die als „Gehirnsand" oder Acervulus bekannten Konkremente von kohlensaurem Kalk. Im Gegensatze zu den Vögeln und Säugetieren wird bei manchen Reptilien der sehr lange Epiphysenschlauch zu einer langgestielten Hohlknospe, deren bläschenförmiges Ende zwischen dem Foramen interparietale des Scheitelbeins und der Epidermis liegt. Diese bei jedem Blindschleichenembryo sehr deutliche Stelle ist auch bei dem erwachsenen Tiere leicht an ihrem Pigmentmangel und an der Durchsichtigkeit der Hornschuppen erkennbar. Während aber die Epiphyse bei den meisten Reptilien ein mit Flimmerzellen ausgekleidetes gestieltes Bläschen bildet, wird es bei den Sauriern zu einem augenartigen Organ, dem Parietalauge. Der Teil des Epiphysensäckchens, welcher der Epidermis anliegt, verdickt sich zu einem linsen-

artigen Körper. Seine Zellen wachsen nämlich zu einkernigen langen, den Linsenfasern ähnlichen Prismen aus. In dem übrigen Organe sondern sich die Zellen in eine Pigmentschicht und eine Art Netzhaut. Sie besteht aus Zellen, welche den Stäbchen und Zapfen ähnlich sind und die durch Nervenfasern, einen Nervus opticus, mit dem Zwischenhirn in Verbindung steht. Das Ganze ist von gefäßreichem Bindegewebe wie von einer Chorioidea und nach außen von dieser von einer Sclera umgeben. Ob das ursprünglich unzweifelhaft lichtperzipierende, aber unverkennbar der Rückbildung verfallende Organ auch heute noch als Parietalauge betrachtet werden darf, ist zweifelhaft.

Die etwas später als die Epiphyse vor dem Velum transversum, namentlich bei niederen Wirbeltieren entstehende Paraphyse (Fig. 82) treibt nur bei niederen Wirbeltieren, wie z. B. bei den anuren Amphibien, geschlängelte Ausbuchtungen, die durch ein sehr blutgefäßreiches

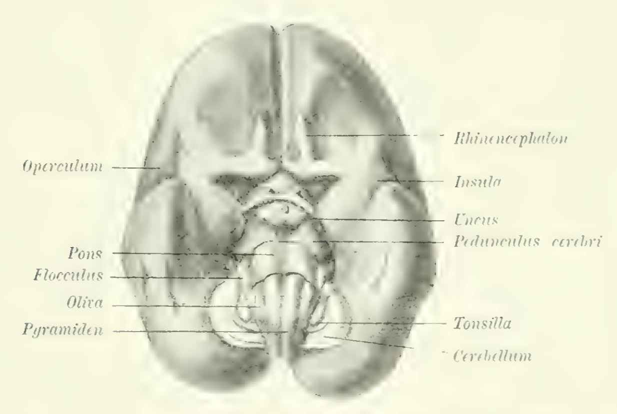


Fig. 198. Ventralansicht des Gehirns eines menschlichen Embryos vom Ende des 5. Monats.

Bindegewebe zu einem kleinen roten Knötchen zusammengefaßt werden. Bei Vögeln und Säugetieren bleibt sie rudimentär oder fehlt gänzlich. Funktion unklar.

3. Die Wandungen des Mittelhirnbläschens verdicken sich gleichmäßig. Seine dadurch beträchtlich verengte Lichtung wird zur Wasserleitung des Gehirnes (Fig. 193). In dem Boden und in den Seitenwänden des dritten Hirnbläschens entstehen die Hirnstiele und die Lamina perforata posterior. Das Dach wird durch eine beim Menschen im fünften Monate deutliche Kreuzfurche in die Vierhügel geschieden. Das später beträchtlich auswachsende Klein- und Großhirn bedecken allmählich das vorübergehend den höchsten Punkt des Schädels, den Scheitelhöcker, bildende Mittelhirn (Fig. 193).

4. Das Rhombencephalon oder Rautenhirn liefert durch allseitige Verdickung des Daches des Hinterhirnbläschens die Klein-

hirnanlage (Fig. 193). Der mediane Teil des früh in Form eines Querwulstes auftretenden und durch transversale Falten ausgezeichneten Kleinhirnes wird im dritten Monate beim Menschen zum Wurm. Die rasch wachsenden lateralen Teile wölben sich als Hemisphären. Die Furchenbildung beginnt am Wurm, erst nachträglich im vierten Monate folgt die Furchenbildung der Hemisphären. Die Übergangsstellen des vierten Hirnbläschens in das Dach des Mittel- und Nachhirnes bleiben als vorderes und hinteres Marksegel sehr dünn.

Der Boden der Hinterhirnblase verdickt sich im dritten Monate zu einer ventralen Commissur der Brücke, deren Querfasern und Bindearme im vierten Monate deutlich werden.

Die Deckplatte des Myelencephalon behält ihren ursprünglich epithelialen Bau, legt sich der ventralen Fläche der Gefäßhaut innig an und bildet mit ihr die Tela chorioidea posterior, des rautenförmigen vierten Ventrikels. Lateral hängt die Deckplatte mit den in Nervengewebe und Neuroglia differenzierten Teilen (Obex, Taenia, hinteres Marksegel und Flockenstiel) zusammen, welche die Rautengrube ungrenzen.

Die Seitenwand und der Boden des Myelencephalon verdicken sich unter Entwicklung reichlicher Nervensubstanz zu der schon im zweiten Monate beim Menschen deutlichen Medulla oblongata. An ihr werden die Pyramidenbündel im sechsten, die Oliven schon im dritten Monate deutlich. Anfänglich dicht neben der seichten Medianfissur gelegen werden sie durch die von den Zentralwindungen durch die innere Kapsel, durch den Pes pedunculi und den Pons jederseits herunterwachsenden Pyramidenbündel seitlich verlagert. Das Corpus restiforme und die aus den Neuritenbündeln der hinteren Wurzelfasern bestehenden Funiculi graciles et cuneati sind im fünften Monate deutlich erkennbar (Fig. 198).

Die gesamten Hüllen des Gehirnes und Rückenmarkes, die Pachymeninx, die Meninx vasculosa und deren Lamina arachnoidea entstehen aus dem Mesoblasten durch Abspaltung der inneren Teile des Bindegewebes der häutigen Schädelkapsel.

Durch Falten der Gefäßhaut, welche rudimentär und epithelial gebliebene Teile der Hirnblasenwand gegen die Ventrikelhöhle einstülpen, entstehen die Telae chorioideae und deren Adergeflechte (Fig. 199). Jede Tela chorioidea muß demnach von einer dünnen Epitheldecke, der eingestülpten Hemisphärenwand bekleidet sein, die man wie die epithelialen Auskleidungen der Ventrikelhöhlen und des Zentralkanals als Ependym bezeichnet. Die nach Ausreißen der Adergeflechte entstehenden Lücken sind Kunstprodukte.

Die Blutgefäße wachsen mit Bindegewebe von außen in das Gehirn- und Rückenmark ein und führen beiden bindegewebige Massen zu.

Die beiden Meningen entwickeln sich aus einer zwischen Skelet und Zentralnervensystem gelegenen Meninx primitiva, welche sich in die primitive Pachymeninx und Leptomeninx sondert. Die Sinus entstehen im Stratum externum der Pachymeninx. Die Leptomeninx scheidet sich unter Bildung der Subarachnoidealräume in die Lamina vasculosa (Pia) und Lamina arachnoidea.

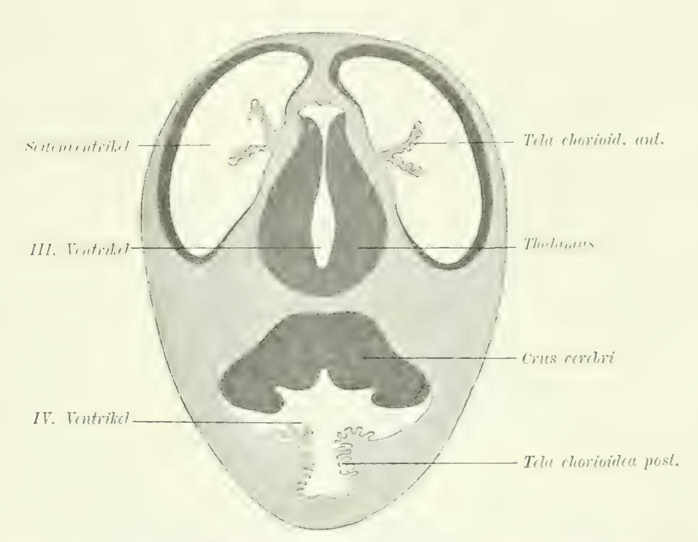


Fig. 199. Schnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryos mit den Anlagen der Tela chorioidea anterior und posterior. Vergr. ca. 4 : 1.

2. Die peripheren Nerven.

Die motorischen Spinalnerven entspringen in Gestalt der Vorderwurzelfasern als metamer austretende Bündel aus dem Rückenmark. Sie bestehen aus den ursprünglich nackten Neuriten der in den Vorderhörnern gelegenen motorischen Neuroblasten. Jeder auswachsende Neurit läßt an seinem freien Ende eine kleine Auftreibung, die Wachstumskeule, erkennen und verbindet sich schließlich mit dem zu demselben Körpersegmente wie der Nerv gehörigen Myotom.

Allmählich (beim Menschen gegen Ende des zweiten Monates) bilden die motorischen Ganglienzellen in den Vorderhörnern auch ihre Dendriten immer weiter aus, während die den Muskelfasern anliegenden Endbüschel der Neuriten zu motorischen Endplatten werden. Schließlich erhält die motorische ursprünglich nackte Nervenfaser noch auf weiter unten zu besprechende Weise ihre Markscheide und ihr Neurilemma. Damit ist die motorische Nerveneinheit oder das motorische

Neuron, nämlich die motorische Nervenzelle mit ihren Dendriten, mit dem markhaltigen Neuriten und mit seiner motorischen Endplatte fertiggestellt.

Die motorischen Hirnnerven wachsen entweder in derselben Weise wie motorische Spinalnerven als Neuritenbündel (Oculomotorius, Trochlearis und Hypoglossus) aus einer ventral gelegenen Reihe oder wie der Facialis, die motorische Trigeminuswurzel, die motorische Vagus-Glossopharyngeuswurzeln und der Accessorius aus einer lateralen Reihe „motorischer Kernen" aus.

Die erste Anlage der Achsenzylinder der motorischen Hirn- und Spinalnerven erfolgt beim Menschen nahezu gleichzeitig und sehr früh. So sind bei einem 4,4 mm langen menschlichen Embryo alle motorischen Wurzeln bis auf die des Rautenhirnes angelegt. Bei menschlichen Embryonen von etwa 7 mm und bei ebenso großen von der Katze, dem Hunde und Schweine sind alle motorischen Wurzelbündel deutlich.

In dem fünften bis sechsten Monate erhalten die motorischen Wurzeln des Menschen ihre Markscheiden.

Die sensibeln Nerven des Rückenmarkes und Gehirnes entstehen als Neuritenbündel der sensibeln Spinal- und Kopfganglienzellen. Spinal- und Kopfganglien legen sich durch Zerfall der Ganglienleiste in die metameren Spinalganglienanlagen an (siehe S. 116 und Fig. 99). Die Ganglienleiste reicht ursprünglich bis in die Gegend des Hinterhirnes, verlängert sich dann aber nach vorn und zerfällt da jederseits in die Anlagen für das Trigeminus-, Acustico-facialis-Glossopharyngeus- und Vagusganglion. Durch rasche Vermehrung des die Ganglienanlagen zusammensetzenden Zellmateriales erreichen diese bald eine auffallende Größe. Ihr Zellmaterial scheidet sich wie im Gehirne und Rückenmark in Neuroblasten und Scheidenzellen. Ob die Ganglienanlagen durch Zellenstränge mit dem Gehirn- und Medullarrohr in Zusammenhang bleiben oder erst sekundär wieder durch Nervenfortsätze sich mit dem Gehirn und Rückenmark verbinden, ist zurzeit noch fraglich.

Die ursprünglich bipolaren Spinal- und Kopfganglienzellen entsenden je einen zentralen Neuriten- und einen peripheren Fortsatz, der als sehr langer Dendrit zu betrachten ist. Die Bündel der zentralen Fortsätze wachsen (beim menschlichen Embryo von 4,4 mm, bei Katzen- und Hundeembryonen von etwa 6 mm und Schweineembryonen von 8 mm) als sensible Wurzeln in das Rückenmark oder Gehirn ein und bilden im Rückenmark die erste Anlage der bis zur Medulla oblongata reichenden Hinterstränge. In den Hintersträngen liegen aber auch noch die Neuriten der Seitenstrangzellen.

Der periphere Fortsatz der Spinalganglienzellen legt sich dem motorischen Spinal- oder Hirnnerven an und wächst mit ihm bis in die Peripherie aus (Fig. 101). Beider Fasern bilden dann sich mischend

einen gemischten Spinalnerven oder bleiben in rein motorische oder sensible Bahnen gesondert.

Alle Spinal- und Kopfganglienzellen behalten bei den niederen Wirbeltieren zeitlebens ihre bipolare Form. Bei den höheren Tieren und bei dem Menschen bleiben nur die Zellen des Akusticusganglion bipolar. Die übrigen dagegen biegen sich derart zusammen, daß die Abgangsstellen ihrer beiden Ausläufer sich bis zur Berührung nähern und dadurch eine scheinbar einheitliche, sich ästig teilende Faser entsteht.

Das sensibele Neuron besteht somit aus der Spinal-

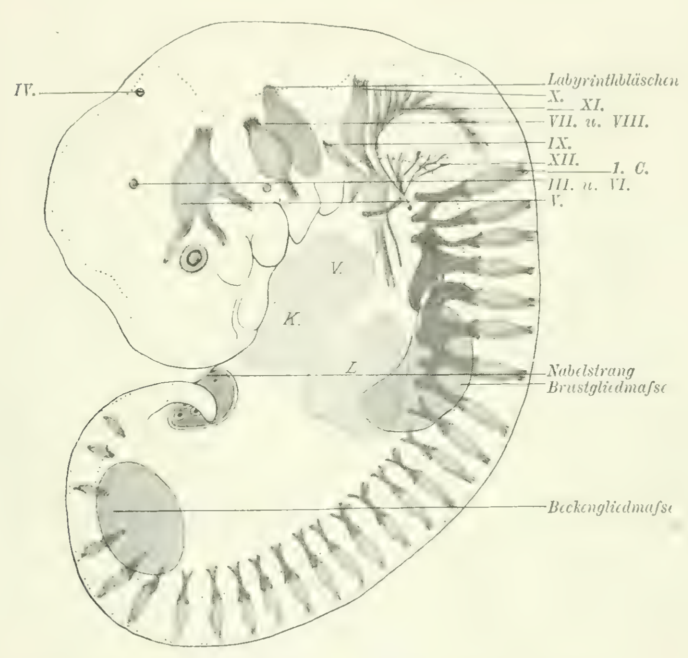


Fig. 200. Schema des peripheren Nervensystems von einem menschl. Embryo von 6 mm Scheitelsteißlänge. Nach Mall. *L* = Leber, *K* = Kammer, *V* = Vorhof des Herzens.

ganglienzelle, dem zentralen mit Kollateralen versehenen Neuriten sowie deren Endbüscheln und dem in verschiedener Weise endenden peripheren Fortsatz oder Dendriten.

Die Entstehung der Hüllen der peripheren Nervenfasern ist nichts weniger als klar.

An den peripheren Nerven umhüllen röhrenartig aneinandergereihte Scheidenzellen, die nach den einen aus den Ganglienanlagen stammen, also ektoblastischer, nach anderen mesoblastischer Abkunft sind, die Spinalganglienzellen und ihre Neuriten bis auf ihre letzten Enden. Sie bilden so deren Neurilemma oder die Schwannsche

Scheide. Die zentral verlaufenden Neuriten der Spinalganglienzellen erhalten nur bis zu ihrem Eintritte in das Rückenmark oder in das Gehirn solche Scheidenzellen. Die Nervenfasern im Gehirne und Rückenmark besitzen keine solchen. Schließlich werden die Nerven auf völlig unaufgeklärte Weise markhaltig.

Da die Bildung der Myelinscheide an anfänglich nackten Nervenfasern im Gehirne und Rückenmark ohne Neurilemmbildung auftritt, so muß sie unabhängig von diesem und wahrscheinlich von der Nervenfaser aus stattfinden.

Mit dem Auftreten des Myelins bilden sich auch die Ranvierschen Schnürringe aus.

Die sensibeln Hinterwurzeln erhalten ihre Markscheiden viel später als die motorischen Nerven, beim Menschen zum größten Teile erst nach der Geburt.

Das gefäßhaltige bindegewebige Perineurium externum und internum, welches die einzelnen Nervenfasern zu Bündeln und Stämmen zusammenfaßt, entsteht aus dem Mesoblast, welcher, ähnlich wie bei der Bildung der Meninx vasculosa des Gehirns und Rückenmarkes, zwischen die Faserbündel eindringt und sie umscheidet.

Vollkommen rätselhaft ist, welche Kräfte den auswachsenden Neuriten, mag er nun motorisch oder sensibel sein, und ebenso die sensibeln Dendriten zu ihren Terminalorganen in der Peripherie beziehungsweise zu den „sensiblen Endkernen" in den Zentralorganen leiten. Freilich darf dabei nicht übersehen werden, daß bei der scharf ausgeprägten Metamerie der Spinalnerven und der ihnen entsprechenden Myotome sowie bei der frühen Zeit der gegenseitigen Verbindung zwischen Nerven, Muskeln und Epidermisblatt, die Abstände ursprünglich etwa bei Embryonen von 1 cm auch viel kleiner sind, als etwa am Neugeborenen. Sowie der Nerv sein Terminalorgan erreicht hat, wächst er mit diesem im Zusammenhang weiter und akkommodiert sich an die zunehmende Entfernung zwischen Nervenzelle und Endorgan, wie z. B. der Phrenicus, durch Längenzunahme.

Durch Verlagerung der Endorgane, namentlich der Muskeln, kommt es zu Verschränkungen und Plexusbildungen in den peripheren Nerven.

Inwieweit Verbindungen von Neuronen durch sekundäre Verwachsung ihrer Endbüschel mit den Dendriten eines weiteren Neurons auftreten oder durch unvollständige Teilungen von motorischen Ganglienzellen (z. B. in den Vorderhörnern des Rindes) schon von vornherein angelegt sein können, bedarf noch der Untersuchung. —

Nach einer anderen Theorie sollen die peripheren Nervenfasern aus reihenförmig aneinandergeschlossenen Zellen, die sich in Achsenzylinder, Mark und Neurilemma sondern, hervorgehen.

Eine dritte Theorie endlich leitet die peripheren Nerven aus ursprünglich einfachen Zellcommissuren z. B. zwischen zwei Zellen ab, deren eine später zur Nerven-, deren andere zur Muskelzelle werden soll. Gegen beide Theorien bestehen aber bei höheren Wirbeltieren so gewichtige Bedenken, daß ich ihnen nicht zustimmen kann.

Die zehn Hirn- oder Kopfnervenpaare — das Rhinencephalon und Opthalmencephalon wird bei der Entwicklung des Riech- und Sehorganes weiter berücksichtigt — werden nach ihren Hauptstämmen in die Trigeminus- und Vagusgruppe unterschieden.

An den später rein motorischen Augenmuskelnerven bestehen, namentlich deutlich bei Selachiern, aber auch bei Säugern (z. B. am Oculomotorius der Katze) kurze Zeit dorsale Ganglienanlagen, welche sich bald zurückbilden.

Ebenso entsteht der Hypoglossus aus motorischen Wurzeln mit sensiblen Ganglien, die ebenfalls bald atrophieren, aber ausnahmsweise vereinzelt zeitlebens in abortiver Form bestehen können. Der Hypoglossus der Säugetiere entspricht somit einem durch Konkreszenz aus drei ventralen Wurzeln zu einem Nervenstamm zusammengefaßten Spinalnervenkomplex mit atrophischen sensibeln Elementen.

Die im Vergleich zu der schwachen motorischen Trigeminuswurzel sehr kräftige sensible Trigeminuswurzel entsteht aus dem einen Spinalganglion entsprechenden Ganglion semilunare, aus welchem die peripheren Äste als Ramus ophthalmicus, maxillaris und mandibularis zum Auge, Ober- und Unterkiefer verlaufen. Die ihnen angeschlossenen Ganglien (ciliare, spheno-palatinum, oticum und submandibulare) entsprechen sympathischen Ganglien des Kopfes. Unklar ist noch, ob der Trigeminus nur einem oder mehreren Spinalnerven entspricht.

Der Facialis ist der Nerv des Hyoidbogens und des Musculus subcutaneus colli und der Gesichtsmuskeln. Sein Ganglion geniculi enthält spinale Ganglienzellen. Der Facialis ist also ein gemischter Nerv freilich mit vielen Varianten in der Anordnung seiner Äste.

Das Akusticusganglion entsteht aus der Ganglienleiste an der Seitenfläche des Rhombencephalon medial von dem Gehörbläschen. Der Akusticus entspricht der hinteren Wurzel eines Spinalnerven. Das Ganglion zerfällt in das Ganglion vestibuli und cochleae. Der aus dem Ganglion tretende Stamm liegt unmittelbar an der Vorderwand des Labyrinthbläschens, an welcher sich alle Nervenendstellen mit Ausnahme der Ampulle des hinteren Bogenganges entwickeln. Die aus dem Ganglion zentral verlaufenden Fasern wachsen in das verlängerte Mark ein.

Der Glossopharyngeus enthält motorische Fasern aus dem Seitenhornstrang und sensible aus dem Ganglion jugulare und petrosum, welche zusammen einem Spinalganglion entsprechen. Die sensibeln und motorischen Wurzeln bilden den gemischten typischen Visceralbogennerven.

Der Vagus entsteht aus einer Reihe von Wurzelfasern längs des Rautenhirns und zieht mit dem Accessorius durch das Gebiet des vierten Visceralbogens zur Brust. Seine Ganglien (G. jugulare und

nodosum) entsprechen Spinalganglien. Sein Stamm verästelt sich unter Aufnahme von Accessoriusbündeln (daher Vago-accessorius) an der Luftröhre, dem Ösophagus, dem Herzen, der Aorta und Jugularis, dem Magen, der Leber und im Plexus coeliacus. Die kaudale Verlagerung aller dieser ursprünglich dicht hinter der Kopfgegend gelegenen Organe (Fig. 106) erklärt die zum Teil sehr auffallende Verlaufsweise mancher Vagusäste, so z. B. des Ramus recurrens.

Der Vagus ist bei den Fischen der Nerv der Kiemenbogen und erleidet mit deren Schwund bei den höheren Tieren eine mehr oder minder bedeutende Rückbildung. Er besteht aber auch bei ihnen aus mehreren gleichwertigen Teilen. Die ventralen Vaguswurzeln werden als Accessoriusfasern betrachtet. Der Nervus accessorius entspringt bei allen Amnioten aus einem im Rückenmarke gelegenen Accessoriuskern, der entweder von dem Vorderhorne des Rückenmarkes abgespalten oder von dem verlängerten Marke in das Halsmark heruntergewachsen ist, und einem „cerebralen Teil". Bei den Sauropsiden stehen 2—3, bei Säugetieren 4—5 Marksegmente zu diesem Kerne in Beziehung. Die motorischen Accessoriuswurzeln schließen sich den sensibeln Wurzeln an und bilden deren visceromotorische Fasern. Die Scheidung in einen N. accessorius vagi und spinalis wird neuestens vom vergleichend anatomischen Standpunkte aus angefochten und als Accessorius bei Säugetieren nur der spinale Teil des Nerven bezeichnet. Der cerebrale Teil des „Accessorius" wird dagegen zum Vagus gerechnet.

Die ganze Vagus-accessorius-Gruppe (IX.—XI. Hirnnerv) entspricht einer Anzahl von Visceral- resp. Kiemenbogennerven.

Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus treten durch ihre Ganglien oder durch ihre peripheren Stämme vorübergehend an dem dorsalen Rand der Kiemenspalten mit dem Epidermisblatt in Kontakt. An diesen Stellen verdickt sich das Epidermisblatt zu sogenannten „Kiemenspaltenorganen", deren Bedeutung noch zweifelhaft ist.

Die Entwicklung der cerebralen und medullaren Leitungsbahnen kann hier nicht weiter berücksichtigt werden.

Sympathicus.

Die Zellen der sympathischen Neuronen entstammen den ventralen Enden der Spinalganglien. Von diesen lösen sie sich ab und bilden schon bei menschlichen Embryonen vom Ende des ersten Monats einen kontinuierlichen sympathischen Strang, der in dem Mesoblast rechts und links von der Aorta liegt (Fig. 101 u. Fig. 293). Unter Ausbildung der Neuriten und Dendriten an den Ganglienzellen sondert sich der Strang allmählich in die einzelnen Ganglien und bildet so den Grenzstrang des Sympathicus, welcher vom Ganglion ciliare bis zum Ganglion impar

an der Schweifspitze reicht. Die in der Brust- und Bauchhöhle von dem Grenzstrange in die sympathischen Plexus detachierten Ganglien sind von den Ganglien des Grenzstranges abzuleiten. Außerdem gehen die Neuriten des sympathischen Systems vielfache Beziehungen zu dem cerebrospinalen Nervensystem (z. B. durch die Rami communicantes) ein und verästeln sich peripher vorwiegend in der glatten Muskulatur.

III. Entwicklung der Sinnesorgane.

Die funktionell wichtigsten Teile der Sinnesorgane sind die Sinneszellen oder Neuroepithelien. Sie entstehen, mit Ausnahme des Sehorganes, aus dem allen in der Außenwelt wirkenden Reizen direkt ausgesetzten Epidermisblatt. Sie liegen entweder in diesem zerstreut oder werden zu Gruppen angeordnet und mehr oder minder in die Tiefe verlagert. In diesem Falle bilden sich um sie aus dem Mesoblast Blutgefäße sowie Schutz- und Hilfsorgane. Immer aber bleibt das Neuroepithel nicht nur bestimmend für die qualitative Leistung der einzelnen Sinnesorgane (ob Geruchs-, Geschmacks-, Tast-, Temperatur- oder Gesichts- oder Gehörleistung), sondern es bildet auch den Teil des Sinnesorganes, in dessen Dienst alle übrigen accessorischen Hilfs- und Schutzapparate gestellt sind.

1. Die Sinnesorgane der Haut

bestehen im einfachsten Falle aus freien Nervenendigungen zwischen den Epidermiszellen, oder es legen sich marklose Nervenendigungen an Epidermiszellen an, die dadurch den Wert von Sinneszellen erhalten (so z. B. die Tastzellen), oder es werden Epidermiszellen in die Cutis verlagert und mit den an sie herantretenden Nerven von bindegewebigen Hüllen umkapselt. So entstehen gewisse Nervenendkörperchen, (Grandrysche Körperchen, Tastkolben, Tastkörperchen). Endlich können die aus Bindegewebe um die Nervenenden gebildeten Hüllen nachträglich durch Lymphstauung in einzelne Lamellen zerlegt werden. Dann entstehen Lamellenkörperchen (Herbstsche Körperchen der Vögel, Vater-Paccinische Körperchen).

Schon bei dem siebenmonatlichen menschlichen Embryo sind die verschiedenen Nervenendkörperchen in der vom Erwachsenen bekannten Menge deutlich erkennbar.

Die Nerven des Endapparates in den Haarbälgen wachsen gegen Ende der Gravidität und in den ersten Wochen nach der Geburt horizontal in den bindegewebigen Balg ein und verästeln sich vertikal unter seiner Glashaut, wo sie Tastmenisken bilden. Außerdem dringen noch freie Enden zwischen die Epithelien der äußeren Wurzelscheide ein. Die Papille enthält nur vasomotorische Nervenfäserchen.

Die Nervenendfasern in allen diesen Gebilden entsprechen einem Dendritenbüschel des peripheren Ausläufers einer Spinalganglien- oder Kopfganglienzelle.

2. Das Geschmacksorgan.

Die in der Schleimhaut der Zunge, des Gaumens und des Kehldeckels gelegenen Geschmacksknospen legen sich beim Menschen im dritten Embryonalmonat an. Gewisse Zellgruppen des Stratum basale zeigen nämlich ein helleres Aussehen als die Epitheldecke der Mund- und Gaumenschleimhaut, strecken sich und spitzen sich unter Verdrängung des übrigen Epithels nach oben zu. Sehr früh treten Nervenfasern zu diesen Geschmacksknospenanlagen. Später durchsetzen die Knospenanlagen die ganze Decke des Epithels und erhalten durch Konvergenz ihrer distalen und proximalen Zellenenden ihre charakteristische Knospenform.

Die Sonderung der Knospenzellen in Schmeck-, Stütz- und Basalzellen tritt erst in den letzten Monaten des intrauterinen Lebens ein. Gleichzeitig wird die Begrenzung der Knospen gegen das benachbarte Epithel schärfer. Der Geschmacksporus entsteht durch Dickenzunahme des Epithels rings um die Knospen, deren peripheres Ende so an den Boden eines kurzen und engen Kanales, des Poruskanales zu liegen kommt.

Die Knospen treten zuerst an der Oberfläche und den Seiten der umwallten Papillen auf. Die oberflächlichen Knospen gehen aber in der Folge unter dem Einfluß eingedrungener Leukocyten meist wieder zugrunde. Auch an der Oberfläche der Papillae fungiformes bilden sich Geschmacksknospen, die sich aber zum Teil ebenfalls wieder zurückbilden.

Die Nerven wachsen aus den unter den Knospen im Bindegewebe gelegenen Ganglienzellen als intergemmale Fasern in die Epidermis zwischen den Knospen, als intragemmale Fasern in die Knospen selbst ein und enden da frei zwischen deren Zellen.

3. Das Geruchsorgan

entsteht aus dem Grunde der Riechsäcke (S. 146) dicht unter der Schädelbasis und unter dem Rhinencephalon. Das Epithel am Grunde der Riechsäcke sondert sich nach der Scheidung in das flimmernde respiratorische Epithel und das Riechepithel in dem Bereich der oberen Muschel und der entsprechenden Region des Septums. In dieser Regio olfactoria scheidet sich das Epithel weiter in Spongioblasten und in Neuroblasten sowie in das Epithel der Bowmanschen Drüsen.

Die Neuroblasten werden zu den charakteristischen Riechzellen mit ihren Sinneshaaren und ihren Neuriten. Als Fila olfactoria wachsen

diese zentripetal in den Bulbus olfactorius ein und umspinnen dessen Zellen mit ihren Endbüscheln. Die Spongioblasten werden zu den charakteristischen Stützzellen mit gegabelten Basalfortsätzen. Außerdem wandern während der Entwicklung des Riechnerven Zellen aus dem Epithel des Riechfeldes aus und bleiben neben und zwischen den Fila olfactoria vereinzelt liegen. Sie entsenden einen frei endenden Fortsatz in das Riechepithel, einen anderen zum zentralen Ende der Nerven. Die übrigen aus der Riechplatte ausgewanderten Epithelzellen werden zu Scheidenzellen um die Fila olfactoria.

Auch in der medialen Wand des Organon vomeronasale entstehen Riechzellen, von denen bei Tieren wohlentwickelte Olfactoriusfasern ausgehen. In die ganze Nasenschleimhaut wachsen außerdem reichlich

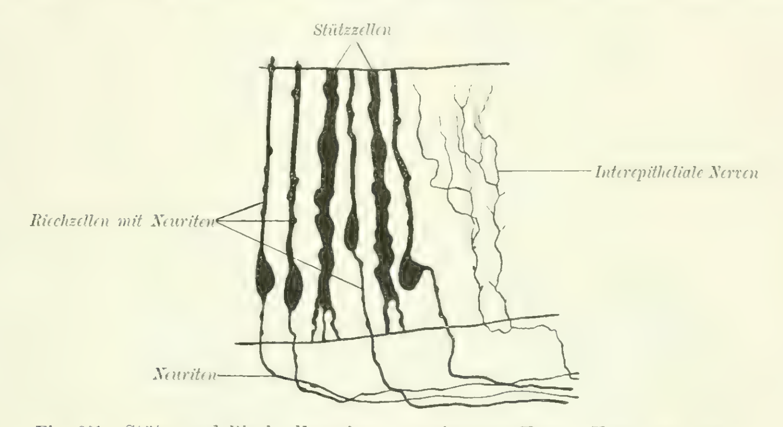


Fig. 201. Stütz- und Riechzellen einer neugeborenen Katze. Vergr. ca. 350 : 1.

Fasern des ersten und zweiten Trigeminusastes ein und enden oberflächlich zwischen den Epithelien. Ebensolche Fasern finden sich auch in der lateralen Wand des Organon vomeronasale von Tieren, z. B. beim Schafe.

4. Gehörorgan.

Labyrinth.

Von den zum Gehörorgan zusammentretenden Teilen sind die wichtigsten das Labyrinth mit den Endausbreitungen des Hörnerven an den Hörzellen des Organon spirale und an den Haarzellen der Gleichgewichtsorgane (Utriculus mit Bogengängen und Sacculus).

Die Anlage des Labyrinthes bildet bei allen Wirbeltieren eine rechts und links vom Nachhirne und dorsal von der ersten Visceralspalte auftretende Verdickung des Epidermisblattes, die Hör- oder Labyrinthplatte. Sie setzt sich durch ihre schlanken Zellen gegen

die kubischen Epidermiszellen ab und senkt sich alsbald als Hör- oder Labyrinthgrube in das unter ihr gelegene Mesenchym ein (Fig. 104, 202 u. 203).

Unter dem Boden des Hörgrübchens entsteht ein Haufen von Ganglienzellen, das Ganglion acusticum. Während sich das Grübchen weiter vertieft und seine Ränder verwachsen, löst sich das so entstandene epitheliale Säckchen von dem Epidermisblatt und wird vollkommen vom Mesenchym umkapselt. Damit ist bei menschlichen Embryonen von der dritten Woche das Hörbläschen oder die epitheliale Grundlage des Labyrinthes gebildet worden.

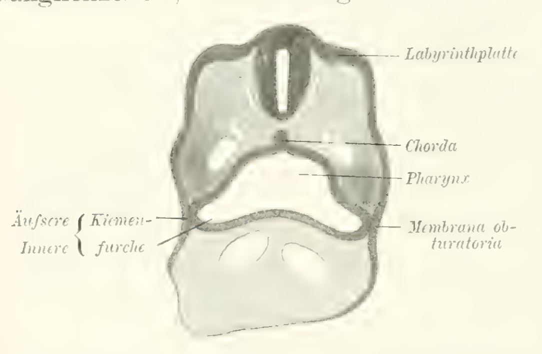


Fig. 202. Schnitt durch den Kopf eines Schafembryos von 16 Tagen und 22 Stunden mit 17 Urwirbelpaaren und deutlicher Gehörplatte. Vergr. ca. 50 : 1.

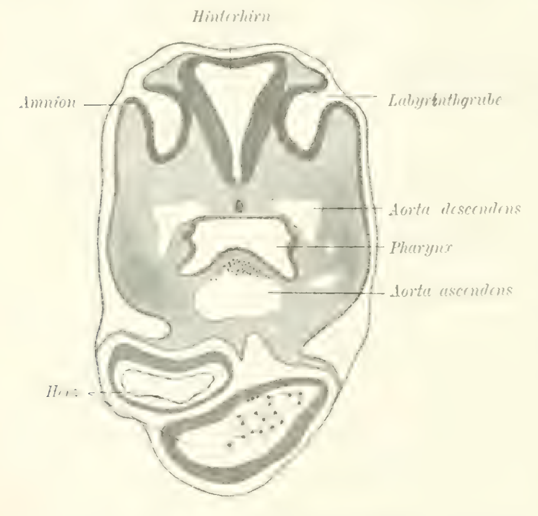


Fig. 203. Schnitt durch den Kopf des Hundeembryos Fig. 104 mit 16 Urwirbelpaaren. Labyrinthgrübchen dem Verschluß nahe. Vergr. ca. 50 : 1.

Das Labyrinthbläschen enthält eine klare Flüssigkeit, die Endolymphe, welche mit zunehmender Geräumigkeit des Bläschens ebenfalls an Menge zunimmt. Die spätere komplizierte Form des Labyrinthes entsteht durch Faltungen und Abschnürungen an der Säckchenwand (Fig. 204).

Zunächst bemerkt man an der medialen Seite der dorsalen Wand eine Ausbuchtung, den Recessus labyrinthi oder Ductus endolymphaticus. Er verlängert sich und verbindet bei Selachiern zeitlebens die Säckchenhöhle mit der Körperoberfläche. Bei Amnioten läuft er in ein gestieltes, blind endigendes Bläschen aus. Ventralwärts streckt sich das Hörbläschen und treibt eine mediale Ausbuchtung, die erste Anlage des Schneckenganges oder den Ductus cochlearis. Seiner konkaven Seite schmiegt sich das Ganglion acusticum an (Fig. 204). Eine an der medialen Seite über dem Schneckengang einspringende Falte

scheidet nachträglich einen dorsalen Abschnitt, den späteren Utriculus oder Schlauch mit den Bogengängen von dem ventralen Reste des Hörbläschens, aus dem sich das Säckchen oder der Sacculus und die Schnecke bilden, die sich wieder gegen den Sacculus durch den engen Ductus reuniens absetzt (Fig. 207).

Die drei Bogengänge legen sich als flache taschenartige Ausstülpungen der Wand des Gehörbläschens an (Fig. 205). Ihre beiden Epithelblätter verkleben miteinander bis auf den freien sich röhrenförmig erweiternden bogenförmigen Rand. Der mittlere, solide, plattenförmige Teil der Ausstülpung, der wie ein Gekröse die Bogengänge mit der



Fig. 204. Schnitt durch die Ohranlage eines Hundeembryos von 25 Tagen. Vergr. ca. 30 : 1.

Wand des Utriculus verheftet, wird von Bindegewebe durchwachsen und verschwindet. Damit sind die peripheren Kanäle zu den Bogengängen geworden, welche nur an ihren Mündungen noch mit dem Utriculus zusammenhängen Die beiden senkrechten Bogengänge legen sich zuerst und zusammen aus einer einzigen größeren taschenförmigen Ausstülpung an. Ihre beiden freien Mündungen erweitern sich zu den Ampullen. Ihre beiden übrigen Mündungen senken sich gemeinsam in den Utriculus ein. Der horizontale Bogengang entsteht später und von den vorigen unabhängig. Er bildet an seinen beiden Enden je eine Ampulle aus.

Der ventrale Abschnitt des Gehörbläschens sondert sich durch eine immer tiefer werdende Einschnürung von dem Utriculus, bis beide nur noch durch ein enges Kanälchen, den Canalis utriculo-saccularis,

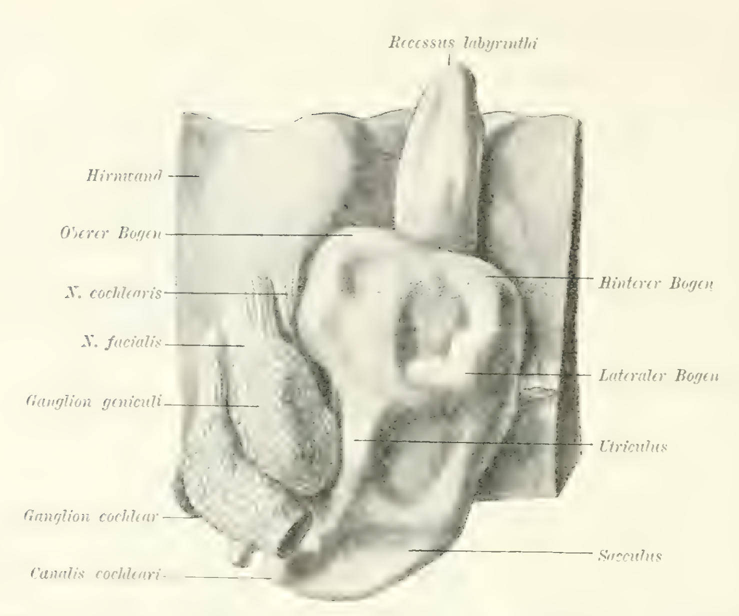


Fig. 205. Modell der Labyrinthanlage eines menschl. Embryo aus der 5. Woche von 10,2 mm Nackensteißlänge nach His-Ziegler.

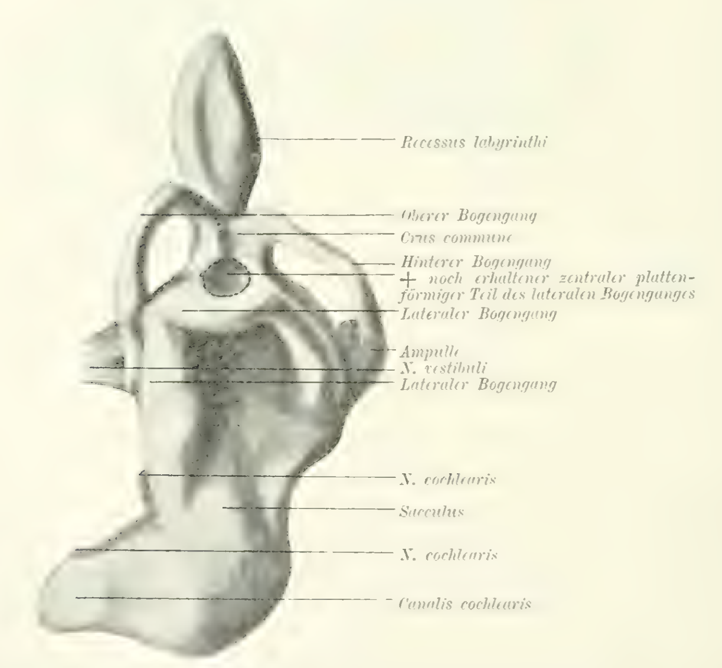


Fig. 206. Anlage des Labyrinthes eines menschl. Embryos von ca. 5 Wochen und 13,5 mm Nackensteißlänge nach His-Ziegler.

zusammenhängen. Diese Einschnürung liegt an der Ursprungsstelle des Recessus labyrinthi. Es muß also seine Einmündung im Bereiche des Canalis utriculo-saccularis, etwa in dessen Mitte liegen. Der Labyrinthanhang wird an seiner Mündung in zwei feine Röhrchen geschieden, deren eines in den Utriculus, das andere in den Sacculus führt (Fig. 207).

Eine weitere Einschnürung setzt den Sacculus von dem ursprünglich nur kurzen, zur Bildung der Schnecke oder Cochlea bestimmten Blindsack ab. Der Zusammenhang beider wird durch den Ductus reuniens gebildet. Der ursprünglich nur kurze und leicht gekrümmte Canalis cochlearis rollt sich beim Menschen im vierten Monat in $2^1/_2$ immer enger werdenden Spiraltouren auf. In der achten Woche zeigt der Schneckengang schon eine ganze Windung, in der 11.—12. Woche sind beim menschlichen Embryo die Schneckenwindungen fertig. Die Basalwindung bildet in der Nähe des Canalis reuniens das kleine blindsackförmige Caecum vestibulare.

Der Schneckenkanal endet in dem Kuppelblindsack oder Caecum cupulare. Noch besteht weder eine Scala tympani, noch eine Scala vestibuli und ebensowenig eine Lamina spiralis in der Schneckenanlage.

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen sondert sich auch das Epithel der Labyrinthanlage. Flache oder kubische Epithelzellen bilden die Auskleidungen der Bogengänge, des Sacculus oder Utriculus sowie des Labyrinthanhanges. Andere Zellen verlängern sich zu zylindrischen oder spindelförmigen Stützzellen und zu birnförmigen Haarzellen, die an ihrem freien Ende mit einem Haarpinsel an den Maculae im Sacculus und Utriculus und an der Crista der Ampullen der Bogengänge in die Endolymphe hereinragen. Über ihnen entstehen in noch unbekannter Weise in der Endolymphe die Otolithen als prismatische Kristalle von kohlensaurem Kalk.

Ganz besonders kompliziert ist die Anlage des Organon spirale oder des Cortischen Organes in der Schnecke. Das Neuroepithel an dem Boden des Schneckenkanales scheidet sich in die äußeren und inneren Hörzellen und in die verschiedenartigen Stützzellen (Pfeilerzellen, Deiters'sche Zellen usw.). Auf den Hörzellen wird die Membrana tectoria schon bei menschlichen Embryonen vom Ende des dritten Monats deutlich. Sie scheint als fibrilläre cuticulare Ausscheidung von den Härchen der Hörzellen aus zu entstehen.

Seine volle Ausbildung erreicht das Organon spirale erst nach der Geburt.

Durch die Sonderung der häutigen Labyrinthanlage in den Sacculus und Utriculus einerseits und in die Schnecke anderseits wird auch das Ganglion acusticum in das Ganglion vestibuli und Ganglion cochleae zerlegt. Das Ganglion cochleae wird durch die Verlängerung

und Aufrollung des Schneckenganges zu einer dünnen spiralig angeordneten Schichte von Nervenzellen, dem Ganglion spirale, ausgebreitet und bis zum Caecum cupulare aufgerollt.

Die peripheren Fasern oder die Dendriten der Nervenzellen des Ganglion vestibuli stehen als Nervus vestibuli durch ihre Endbüschel mit den Haarzellen der Cristae und Maculae, die des Ganglion cochleae als Nervus cochleae mit den Hörzellen des Organon spirale in Verbindung. Die Neuritenbündel beider Ganglien vereinigen sich zum Nervus acusticus und senken sich als Striae medullares in den Boden des vierten Ventrikels ein.

Das Labyrinthepithel ist zunächst in Mesenchym eingebettet, das sich allmählich in folgende Schichten sondert: 1. Die dünne gefäßhaltige Bindegewebshülle, welche das Epithel umhülst, und später

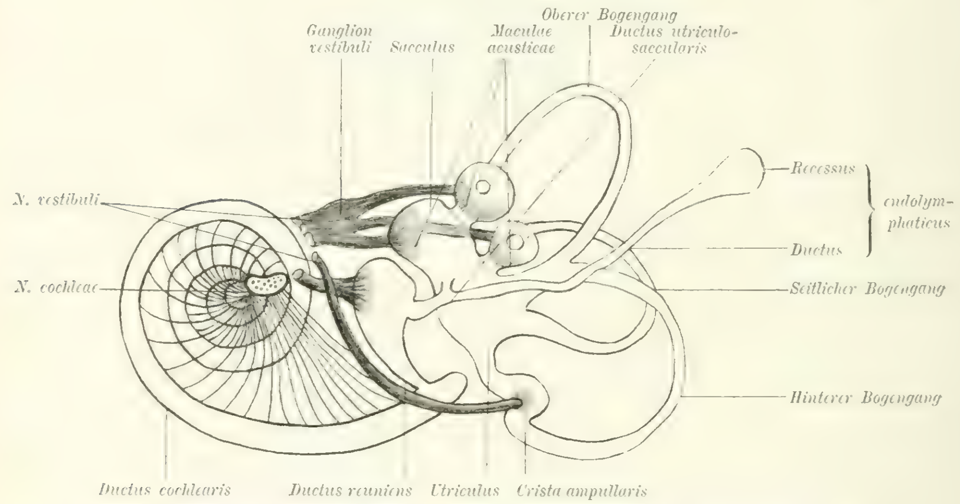


Fig. 207. Schema des rechten Labyrinthes mit seinen Nerven von innen nach Toldt.

die sehnenartig dichte Wand des häutigen Labyrinthes bildet. 2. Nach außen von ihr besteht eine aus Gallertgewebe hervorgegangene Schichte lockeren Bindegewebes, durch dessen Schwund die perilymphatischen Räume um das häutige Labyrinth entstehen. 3. Dann folgt die knorpelige Ohrkapsel mit ihrem Perichondrium. Aus der Knorpelkapsel entsteht nur spongiöser Knochen. 4. Das spröde und harte knöcherne Labyrinth nach außen von den perilymphatischen Räumen wird durch Ossifikation seitens des in Periost umgewandelten Perichondriums gebildet. Ende des sechsten Monats ist beim Menschen das ganze Labyrinth allseitig von Knochen umschlossen. Das runde und ovale Fenster sind unverknorpelte und bindegewebig gebliebene Stellen der Ohrkapsel. Die bindegewebige gefäßhaltige Wand des häutigen Labyrinthes entspricht der weichen, das Periost der harten

Hirnhaut, die perilymphatischen Räume sind gleichwertig mit den subduralen und subarachnoidalen Lymphräumen des Gehirnes.

Die perilymphatischen Räume der Bogengänge, des Utriculus und Sacculus entstehen durch Lückenbildung in dem nach außen von dem häutigen Labyrinth gelegenen Mesenchym. Unter Auflösung der Mesenchymzellen konfluieren diese Lücken zu immer größeren Räumen, die nur noch von vereinzelten Spannfaserbündeln durchzogen sind, welche die Außenfläche des häutigen Labyrinthes an das Periost fixieren.

Die perilymphatischen Räume der Schnecke entwickeln sich beim Menschen Ende der dritten Embryonalwoche zwischen der bindegewebigen Wand des Schneckenkanales und dem Perioste der Schneckenwand, dadurch, daß das innerhalb der Knorpelkapsel über und unter dem Schneckenkanal gelegene Bindegewebe schwindet. Dadurch entsteht unter dem Schneckenkanal die Scala tympani oder Paukentreppe und über dem Schneckenkanal die Scala vestibuli oder Vorhofstreppe. Gleichzeitig zeigt der anfänglich rundliche Schneckenkanal dreiseitigen Querschnitt. Seine untere jetzt ebene Wand wird zur Membrana basilaris, in welcher im Anschluß an die verknöcherte Spindel oder den Modiolus die Lamina basilaris ossea entsteht, während der unverknöcherte Teil als Lamina spiralis membranacea durch das Ligamentum spirale mit der Innenfläche der knöchernen Schnecke zusammenhängt. Die obere Seite des Schneckenganges bildet nur noch eine dünne von Plattenepithel überzogene Platte, die Membrana vestibularis oder Reissneri (Fig. 209).

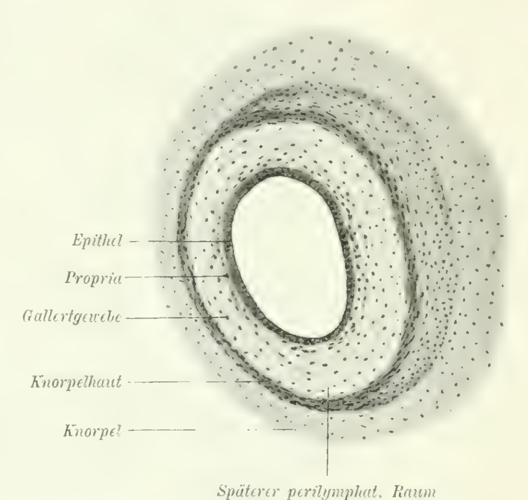


Fig. 208. Querschnitt durch den äußeren Bogengang von einem 8 cm langen Rindsembryo. Vergr. ca. 120 : 1.

Das ganze System der das Labyrinth umhüllenden perilymphatischen Räume wird durch den Recessus labyrinthi oder Ductus endolymphaticus gegen die Subarachnoidealräume des Gehirns abgeschlossen.

Mittelohr oder Cavum tubotympanicum.

Die Paukenhöhle mit der Ohrtrompete und dem Trommelfell entstehen bei den Eidechsen und Schildkröten, Vögeln und Säuge-

tieren aus der ersten Schlundtasche, in deren nächster Nähe ja das Gehörbläschen nach seiner Abschnürung vom Epidermisblatte liegt. Die Membrana obturatoria dieser Tasche bricht nur am oberen Ende durch. Im Bereiche dieser Spalte, die zum Spritzloch mancher Fische wird, entwickelt sich bei gewissen Selachiern die Spritzlochkieme. Bei den luftlebenden Amnioten schließt sich diese Stelle, wenn sie überhaupt durchbricht (Schaf, Hund), bald wieder und zwischen die beiden Epithellamellen der Membrana obturatoria wächst Bindegewebe ein. So entsteht das anfänglich sehr dicke Trommelfell, an dessen Ausbildung außer der Verschlußmembran der ersten Visceralfurche auch Bindegewebe aus den angrenzenden Teilen des ersten und zweiten

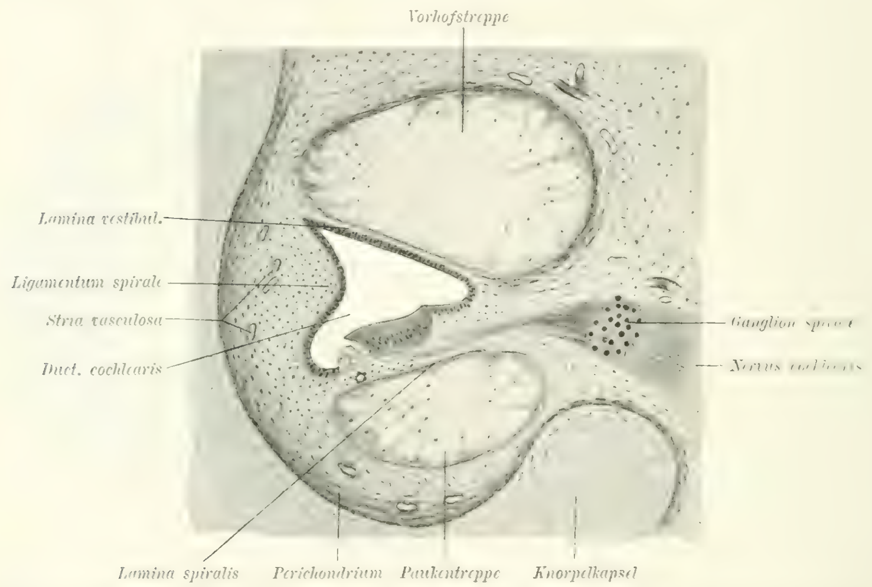


Fig. 209. Querschnitt des Schneckenkanals und seiner perilymphat. Räume (Vorhofs- und Paukentreppe) von einem 10 cm langen Hundeembryo. Vergr. ca. 120 : 1.

Schlundbogens sich beteiligt. Der in der Rachenhöhle gelegene Rest der ersten Schlundtasche, der zwischen Trigeminus und Acustico-facialis gelegene Sulcus tubotympanicus, treibt eine dorsolaterale und nach oben gerichtete flügelartige Ausbuchtung zwischen Labyrinth und Membrana obturatoria. Diese enge seitlich komprimierte Spalte wird zur Paukenhöhle, ihr spaltförmiger Rest wird als Sulcus tympanicus zur Ohrtrompete der Vögel und Säugetiere (sechswöchentlicher menschlicher Embryo). Die Verknorpelung ihrer Wand beginnt im vierten Monate. Die Tube ist anfänglich sehr kurz und mündet ohne deutlichen Tubarwulst dicht über dem Ansatze des weichen Gaumens. Reichliches unter der Epitheltapete der Paukenhöhle gelegenes Gallertgewebe umhüllt die aus den Schlundbogen abgegliederten Gehör-

knöchel, die Chorda tympani und den Tensor tympani. Die Erweiterung der Paukenhöhle und die Verdünnung des Trommelfells geschehen gleichzeitig durch Schrumpfung des Gallertgewebes. Überall, wo das Gallertgewebe schwindet, senkt sich die Schleimhaut zwischen Chorda und Gehörknöchel ein, umhüllt diese und befestigt sie durch gekrösartige Falten an der Wand der Paukenhöhle. Bindegewebsreste

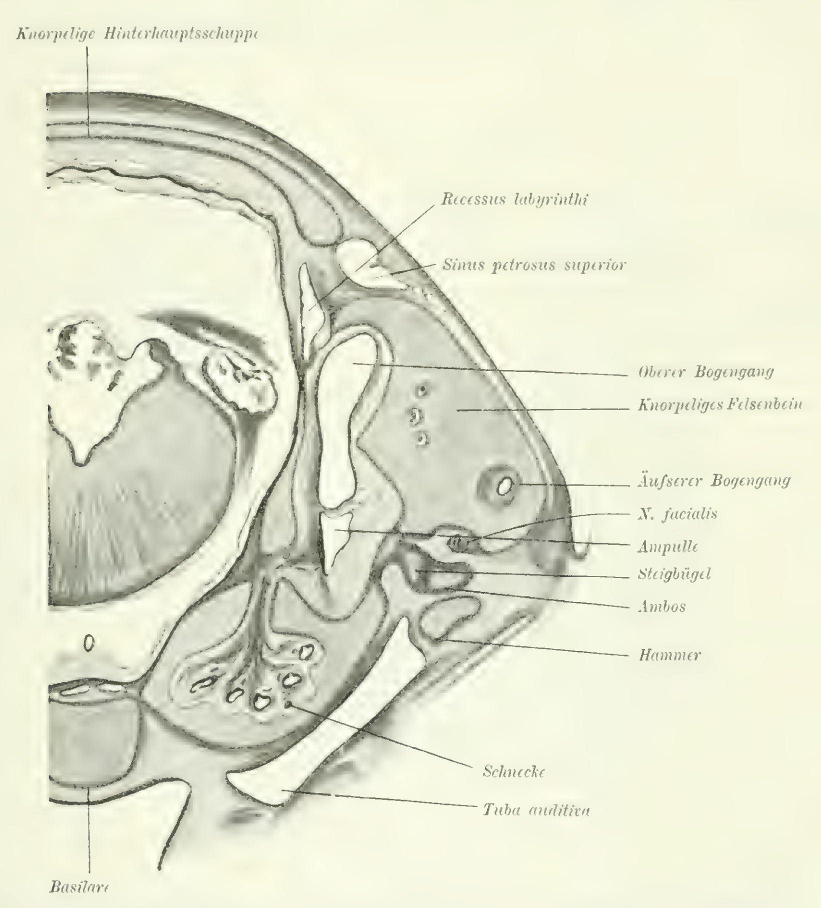


Fig. 210. Schnitt durch die Labyrinth-Anlage eines 8 cm langen Rindsembryos. Vergr. 10 : 1.

bleiben als Bänder der Gehörknöchel bestehen. Die ursprünglich außerhalb der Paukenhöhle im Gallertgewebe gelegenen Gehörknöchel und die Chorda kommen also erst sekundär durch Schwund des Gallertgewebes in die Paukenhöhle zu liegen. (Ihre Entstehung siehe unter Skelet.) Der Musculus tensor tympani entstammt dem Musculus pterygoideus internus und ist wie der M. stapedius ein Abkömmling der Kaumuskeln.

Das anfänglich sehr kleine Trommelfell besteht nach außen aus einem Cutis-, nach innen aus einem Schleimhautüberzug. Der zwischen beiden gelegene bindegewebige Teil verdichtet sich und erhält dadurch die für eine schwingende Membran nötige Fertigkeit.

Die Cellulae mastoideae entstehen erst lange Zeit nach der Geburt durch Schwund des Knochens in dem ebenfalls erst nach der Geburt sich ausbildenden Processus mastoideus. Beim Neugebornen ist nur ein Hohlraum, die Hauptzelle, vorhanden.

Ohrmuschel und äußerer Gehörgang.

Das äußere Ohr entsteht aus den die erste äußere Kiemenfurche begrenzenden Teilen des Unterkiefer- und Zungenbeinbogens. In den Rändern dieser Furche bilden sich bei menschlichen Embryonen gegen Ende des ersten Embryonalmonats Mesenchymverdichtungen, die in Form von sechs als Auricularhöcker bezeichneten Hervorragungen spangenförmig die erste Kiemenfurche umrahmen. Den vorderen Schenkel

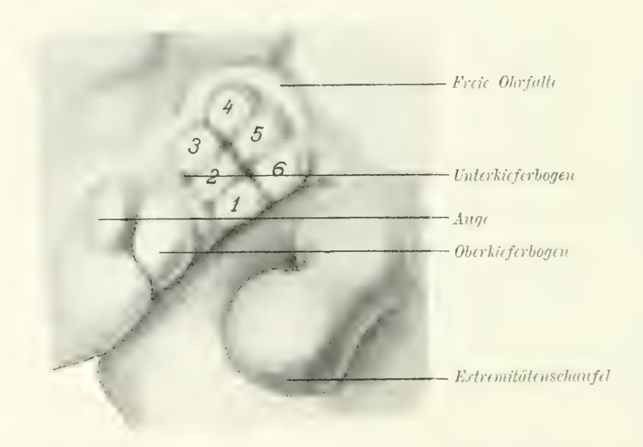


Fig. 211. Anlage der Ohrmuschel eines menschl. Embryos mit 6 Auricularhöckern aus der 5. Woche nach G. Schwalbe.

dieser Spange kann man als Pars mandibularis, den hinteren als Pars hyoidalis bezeichnen. Hinter den hyoidalen Höckern bildet eine bogenförmige Falte als hintere freie Ohrfalte die Grundlage für den größten Teil der Ohrmuschel (Fig. 211). Eine ähnliche Falte wird auch vor dem zweiten und dritten Höcker als vordere Ohrfalte bemerkbar, fließt mit der hinteren und mit dem zweiten und dritten Auricularhöcker zusammen und bildet die Helix. Durch Verwachsung des zweiten und dritten Höckers entsteht unter Vermittlung des vorderen Faltenschenkels das Crus helicis. Erster und sechster Höcker werden durch die Incisura intertragica dauernd geschieden zum Tragus und antitragus:

vierter und fünfter bilden die Anthelix. Das Ohrläppchen entsteht spät als Verdickung des unteren Endes der freien Ohrfalte (Fig. 212 C).

Nach Ausbildung all dieser Teile im sechsten Monate beim menschlichen Embryo hebt sich die Ohrmuschel vom Kopfe ab und läßt an ihrem Rande zwei Winkel oder Spitzen erkennen, die Scheitelspitze, welche der Spitze der tierischen Ohrmuscheln entspricht, und die Darwinsche Spitze etwa in der Mitte des hinteren noch nicht nach vorn umgeschlagenen Helixrandes. Mit weiterer Entwicklung schwinden diese Tierähnlichkeiten; ausnahmsweise können sie erhalten bleiben. Auch bei Vögeln legen sich Auricularhöcker an, doch kommt es nicht zur Bildung einer eigentlichen Ohrmuschel wie bei den meisten Säugern.

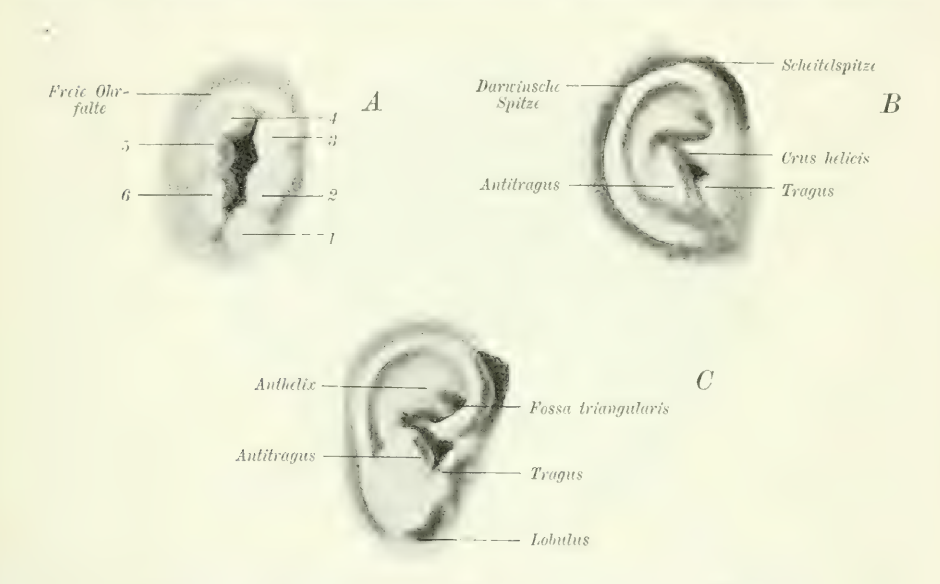


Fig. 212. *A* Anlage der rechten Ohrmuschel des Embryos Fig. 119 aus der 5. Woche. Vergr. ca. 12 : 1. *B* von einem menschl. Embryo vom Anfange des 5. Monats. Vergr. ca. 2 : 1. *C* von einem menschl. Embryo Ende des 5. Monats. Vergr. ca. 2 : 1.

Die Spitze der Ohrmuschel ist zuerst nach vorn umgeschlagen und bleibt so (Behang der Hunde) oder richtet sich später auf (Katze, Pferd, Hirsch usw.).

Bei gewissen Tieren (Equiden, Cervideen u. a.) wird die Ohrmuschel besonders groß, bei anderen bleibt sie klein (wasserlebende Säugetiere).

Die Muschelknorpel werden anfangs des dritten Monats beim menschlischen Embryo zuerst im oberen Teile der freien Ohrfalte deutlich. Die Incisuren des knorpeligen Gehörganges entstehen durch Knorpelschwund.

Die äußeren Muskeln der Ohrmuschel gliedern sich aus der Muskulatur des Hyoidbogens (M. subcutaneus colli) ab.

Durch Verdickung des Mesenchyms in der Umgebung der ersten Kiemenfurche vertieft sich diese zum äußeren Gehörgang, dessen Boden das zuerst in der Verlängerung seiner unteren Wand nahezu horizontal gestellte Trommelfell bildet. Erst später richtet sich das Trommelfell zu seiner definitiven Stellung auf. Die Wand des äußeren Gehörganges scheidet sich durch Verknorpelung und teilweise Verknöcherung in die Knorpel- und Knochenzone. Die Lichtung des äußeren Gehörganges ist noch beim siebenmonatlichen menschlichen Embryo durch Vernix caseosa verstopft.

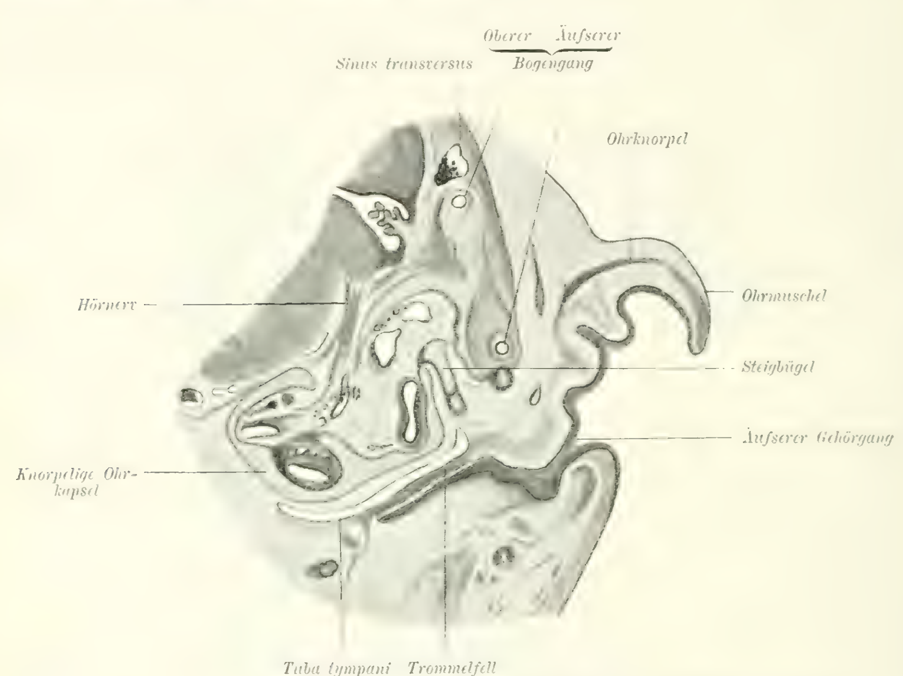


Fig. 213. Schnitt durch Tube, Labyrinth und äußeren Gehörgang eines Kaninchenembryos.

Die Ohrenschmalzdrüsen entstehen nach dem Typus der Knäueldrüsen der Haut.

5. Das Sehorgan.

Die Augenblase.

Die Entwicklung des Auges geschieht im Gegensatze zu den aus dem Epidermisblatt differenzierten Sinnesepithelien aller übrigen Sinnesorgane durch direkte Abschnürung aus der Wand des Vorderhirnbläschens. Der lichtempfindende Teil des Auges, seine Tunica intima oder nervea, die Netzhaut, ist also ein abgeschnürter Hirnteil und bildet mit dem späteren „Sehnerven" das Ophthalmencephalon oder den Sehlappen.

Das Epidermisblatt bildet nur, da wo es die Hirnausstülpung berührt, das Material für die durchsichtige Linse.

Zu diesen beiden wesentlichen optischen Bestandteilen des Auges gesellen sich dann noch von dem Mesoblast gelieferte Nebenorgane, die als Ernährungs-, Schutz- und Hilfsorgane funktionieren. Die Hüllen des Auges sind modifizierte Meningen.

Die erste Anlage des Sehorganes fällt bei Vögeln und Säugetieren mit noch offener Neuralrinne als paarige Sehgrube in Gestalt einer flachen Einsenkung in der rechten und linken Wand des späteren Vorderhirnbläschens auf. Nach dem Verschlusse des Medullarrohres bilden diese Gruben halbkugelige Hervorwölbungen an dem dorsalen Teil der lateralen Vorderhirnwand, die Augenblasen. (Hühner-

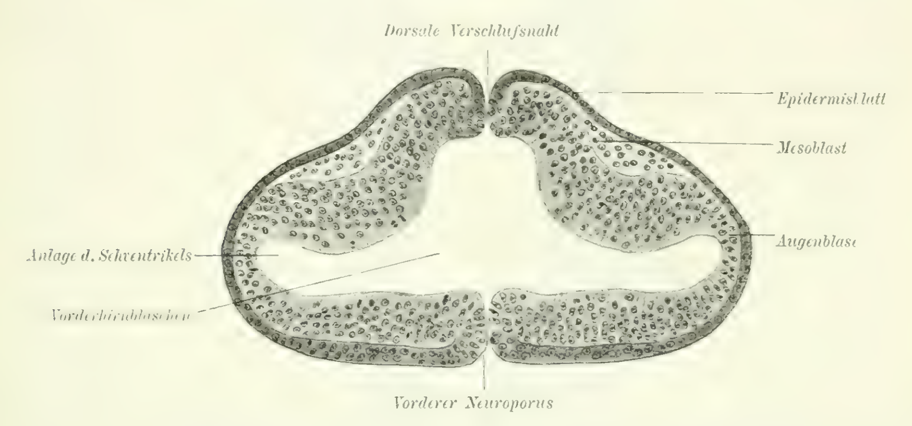


Fig. 214. Transversalschnitt durch den Kopf eines Schafembryos mit 10 Urwirbelpaaren und noch offenem vorderen Neuroporus; Anlage der Augenblasen. Vergr. ca. 150 : 1.

embryonen bei etwa 60stündiger Bebrütung mit ca. sechs Urwirbelpaaren, Hundeembryonen mit 13—16 Urwirbelpaaren, Menschenembryonen vom Ende der dritten Woche, Fig. 104, 106, 214 u. 215.)

Die Augenblasenhöhle oder der Sehventrikel kommuniziert mit dem Teil des ersten Hirnbläschens, der später zum dritten Ventrikel wird. Die anfangs sehr kurze Verbindungsstelle der Augenblase mit der Hirnwand verlängert sich zum röhrenförmigen Augenblasenstiel, und die gestielte etwa birnförmige Augenblase richtet ihren lateralen Pol etwas dorsal und kaudalwärts (Fig. 106). Anfänglich liegen die lateralen Wände der Augenblasen dem sie deckenden Epidermisblatt dicht an (Schaf), werden aber bald durch wenige Mesenchymzellen von ihm getrennt. Nach deren Verdrängung liegt die Wand der Augenblase vorübergehend dem Epidermisblatt wieder bis zur Vollendung der Linsenanlage dicht an. Dann wächst wieder Bindegewebe dauernd zwischen die abgeschnürte Linse und das Epidermisblatt ein.

Entwicklung der Linse.

Über dem lateralen Pole der Augenblase verdickt sich das Epidermisblatt zur rundlichen flachen **Linsenplatte** (Fig. 215, Hühnerembryonen vom Ende des zweiten Brüttages, Kaninchenembryonen von zehn Tagen, Hundeembryonen mit etwa 20 Urwirbelpaaren, menschliche Embryonen aus der vierten Woche).

Die Linsenplatte besteht aus einer Lage hoher prismatischer Zellen mit mehreren Kernreihen.

Unter Verdickung ihres zentralen Gebietes senkt sich diese Platte, während die laterale Wand der Augenblase Becherform annimmt, zuerst gruben-, dann sackartig ein. Die Ränder der **Linsengrube** mit ihrer Umschlagstelle in das Epidermisblatt umrahmen den **Linsenporus**,



Fig. 215. Transversalschnitt durch den Kopf eines Hühnerembryos mit 15 Urwirbelpaaren von der Mitte des 3. Brüttages. Linsenplatte. Vergr. ca. 100 : 1.

der als enge Öffnung vorübergehend in die Höhle des Linsensäckchens führt. Das Linsensäckchen löst sich unter gleichzeitiger Schließung des Linsenporus von dem Epidermisblatt. Nun liegt die Linsenanlage als **Linsenbläschen** unter dem Epidermisblatt (Fig. 216 u. 217, menschliche Embryonen vom Ende des ersten Monates).

Aus der Wand des Linsenbläschens der Säuger treten vereinzelte Zellen in die Linsenhöhle aus und zerfallen sehr bald. Die schon von Anfang an dickere mediale Wand des Linsenbläschens wölbt sich dadurch, daß ihre Zellen zu langen, schlanken Prismen, den **Linsenfasern**, auswachsen, noch mehr und bildet eine in die Linsenhöhle polsterartig vorspringende Verdickung (Fig. 221 u. 224). Die in der Mitte dieser Verdickung gelegenen längsten Zellen sind senkrecht auf die Linsenwand gestellt, die mehr peripher gelagerten dagegen krümmen sich als „Bogenfasern" konkav gegen den Linsenäquator zu und gehen

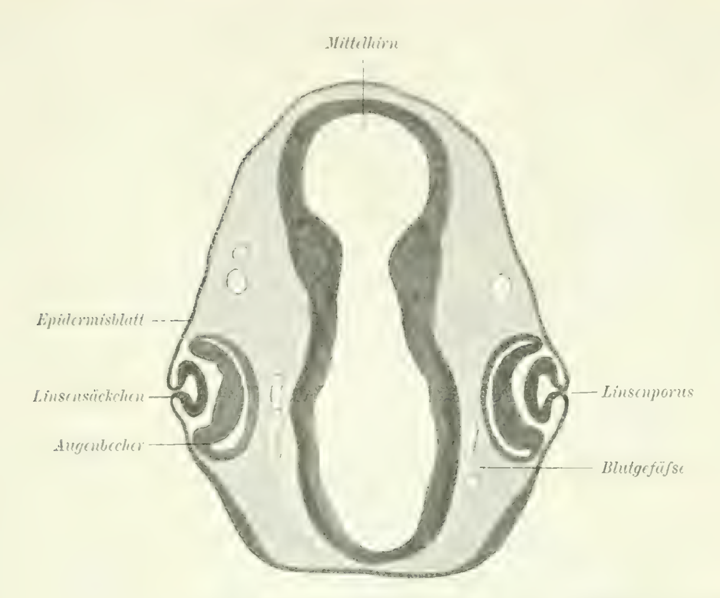


Fig. 216. Schnitt durch den Kopf eines Dohlenembryos mit sich schließendem Linsensäckchen. Vergr. ca. 30 : 1.

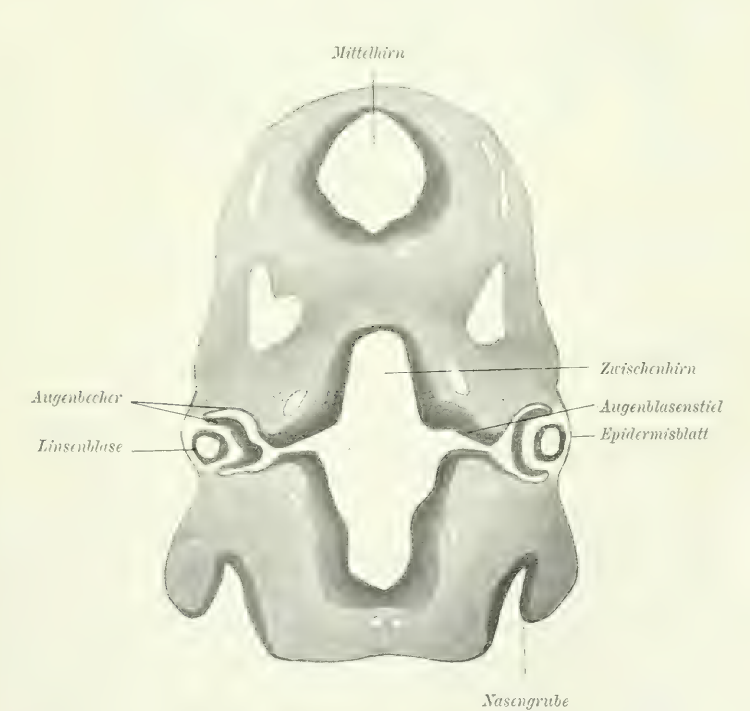


Fig. 217. Schnitt durch den Kopf eines Hundeembryos von 23 Tagen. Augenbecher und vom Epidermisblatt abgeschnürtes Linsensäckchen. Vergr. ca. 30 : 1.

in der Übergangszone in die kubischen und dann flachen Zellen der lateralen Linsenwand über (Fig. 221). Alle Linsenfasern besitzen im Gegensatze zur fertigen Linse färbbare Kerne, die in mehrfacher Anordnung in einer peripher konvexen *Kernzone* angeordnet liegen. Nachdem die Linsenfasern eine bestimmte Länge erreicht haben, vermehren sie sich nicht mehr, wachsen aber noch in die Länge. Die Kerne der zentralen Fasern verlieren ihre Färbbarkeit und verschwinden. Die lang auswachsenden Linsenfasern bilden den Linsenkern und berühren schließlich mit ihren lateralen Enden die innere Fläche der kubischen oder flachen, die laterale Linsenwand bildenden Zellen. Diese werden zum *Epithel der Linsenkapsel* (Fig. 221 u. 222). Durch Verdrängung der Linsenhöhle wird die Linse ein solider Körper. (Menschliche Embryonen der achten Woche.)

Die sich peripher an den Linsenkern anschließenden Bogenfasern sind zuerst faßdaubenartig mit ihrer Konkavität gegen den Linsenkern gerichtet. Sie werden gegen den Linsenrand zu immer kürzer und gehen in die Zellen des Kapselepithels über. In der Folge kehrt sich die Orientierung der Bogenfasern an der Randzone um, sofern sie jetzt ihre Konkavität peripher richten.

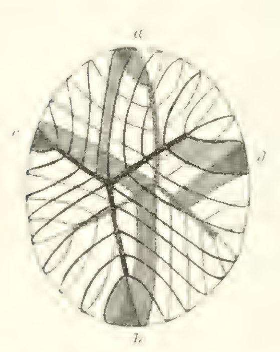


Fig. 218. Schema der Entstehung der Linsensterne durch die wechselnde Anordnung der Linsenfasern.

Auf den Linsenkern werden weitere Fasern seitens der im Linsenäquator gelegenen Übergangszone aufgelagert. Die Linse wächst also noch durch Apposition. Diese Auflagerung bedingt das Auftreten der an embryonalen Linsen immer sehr deutlichen beiden, auf Vorder- und Rückfläche der Linse alternierend gestellten dreistrahligen *Linsensterne*. Sie werden durch die ungleiche Anordnung der Rindenfasern hervorgerufen, nach dem Gesetze, daß die Linsenfasern hinter dem Linsenäquator um so früher enden, je näher sie an dem Zentrum der Vorderfläche der Linse beginnen und umgekehrt (Fig. 218).

Während ihrer weiteren Größenzunahme ändert die Linse auch ihre Form. Zuerst ist ihre Irisfläche stärker gewölbt wie ihre Glaskörperfläche. Dann besitzen beide Flächen gleiche Wölbung, und schließlich ist die Glaskörperfläche stärker konvex als die äußere. Damit hat die Linse ihre definitive Gestalt erhalten. Die Linse des neugeborenen Menschen besitzt schon zwei Drittel ihrer schließlichen Größe.

Die Linsenanlage ist von der *Membrana limitans prima*, die durch weitere Ausscheidungen der Linsenzellen zur *Linsenkapsel* wird, umschlossen (Fig. 222). Diese ist somit eine Basalhaut.

Die Ernährung der rasch wachsenden und vollkommen gefäßlosen embryonalen Linse wird von der auf der Linsenkapsel gelegenen gefäß-

reichen bindegewebigen Tunica vasculosa lentis besorgt (siehe Fig. 226 u. 227).

Die Umwandlung der Augenblase in den Augenbecher ist von weitgehender Bedeutung für die weiteren Entwicklungsvorgänge am Auge. Sie vollzieht sich unabhängig von der Linsenbildung und findet auch in Fällen statt, wo die Linsenbildung unterblieben ist. Man schildert die Umwandlung der Augenblase in den Augenbecher gewöhnlich in leicht verständlicher Weise als eine Einstülpung der lateralen Wand der Augenblase, die auch auf die ventrale Fläche des Augenblasenstieles übergreift. Dadurch entsteht ein am ventralen Rande

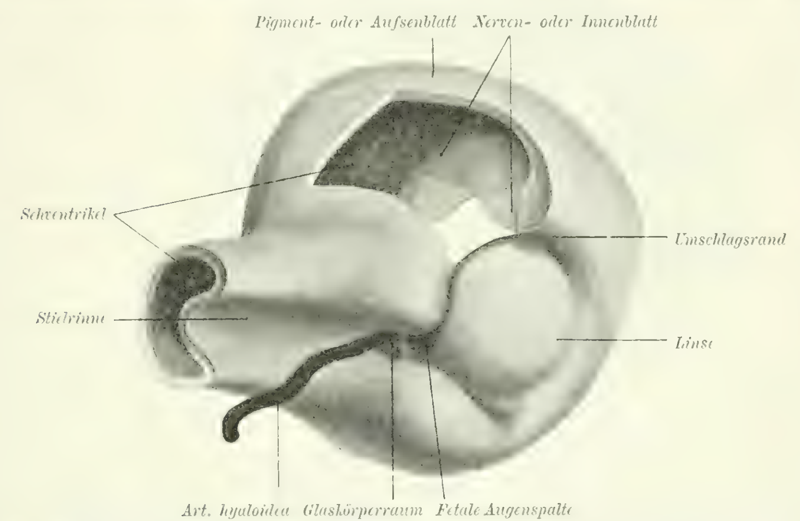


Fig. 219. **Modell der Bildung des Augenbechers mit Ausschnitt an der oberen Hälfte, um den Rest des Sehventrikels und den Umschlag des Aufsenblattes in das Innenblatt zu zeigen.**

geschlitzter Becher mit doppelter Wand, die sich in die beiden Wände des Augenbecherstieles fortsetzt, während die Becherhöhle durch den Schlitz oder die fetale Augenspalte in die Stielrinne übergeht. Tatsächlich entsteht der Doppelbecher aber nicht durch Einstülpung, sondern der fixe Punkt am Übergang der Blase in den Sehnervenstiel wird festgehalten, und durch weitere Zellvermehrung wird der Rand der Augenblase über deren ursprüngliche Konvexität vorgestülpt. Der Bechergrund wird nicht hinein, sondern der Becherrand wird herausgestülpt. Die Becherspalte ist nicht eine Rinne, die sich eindrückt, sondern eine Lücke, die zwischen zwei emporwachsenden Wällen bis zu deren Verwachsung stehen bleibt (Fig. 219).

An dem Augenbecher sind zu unterscheiden: der die Linsenanlage begrenzende Umschlagsrand, durch welchen sich das innere Nerven- oder Netzhautblatt in das äußere oder Pigmentblatt umschlägt;

die fetale Augenspalte leitet in die Stielrinne des Augenbecherstieles. Dieser vermittelt den dauernden Zusammenhang zwischen dem Netzhautblatt und der Hirnwand; der zwischen Linsenanlage und Netzhautblatt gelegene Glaskörperraum mit der Stielrinne; endlich der Sehventrikel, der, zwischen Netzhaut- und Pigmentblatt gelegen, durch den Becherstiel in den dritten Ventrikel führt. Durch schließliche Anlagerung des Nervenblattes an das Pigmentblatt in dem Augenbecher und seinem Stiele schwindet der Sehventrikel allmählich vollkommen (Fig. 220 und 221).

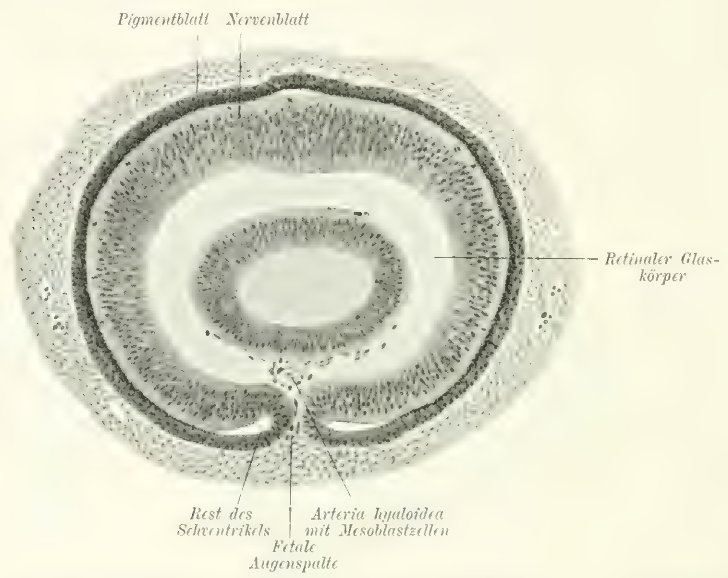


Fig. 220. Sagittalschnitt durch das Auge eines Schweineembryos von 12 mm Scheitelsteißlänge. Vergr. ca. 60 : 1.

Durch nachträgliche Verwachsung ihrer Ränder schließt sich später die fetale Augenspalte und die Stielrinne. Noch vor dem Schlusse der Augenspalte beginnt

Die Entwicklung des Glaskörpers

in Form des ektoblastischen oder retinalen und des mesoblastischen Glaskörpers.

Der retinale Glaskörper entsteht als primitiver Glaskörper im Stadium der Bildung des Augenbechers als fadenartige Ausscheidung des Netzhautblattes und erfüllt den Glaskörperraum als ein Filzwerk feiner Fäden. Seine Bildung hört von dem Augenblasenstiel ab beginnend später auf, und an seine Stelle tritt nun der ciliare oder sekundäre retinale Glaskörper. Er besteht in faserigen Ausscheidungen der inzwischen entstandenen Pars ciliaris retinae, welche weitere Glas-

körperfasern sowie die zum Linsenäquator verlaufenden Fasern des Aufhängebandes der Linse liefert. Die ciliaren Glaskörperfasern bilden ferner eine verdichtete, auch die Linsengrube bekleidende Außenschicht des Glaskörpers, die vielumstrittene Membrana hyaloidea. Sie darf nicht mit der Limitans retinae interna verwechselt werden. Zwischen den Fasern des Glaskörpers tritt die Glaskörperflüssigkeit auf. Zu dem völlig zellenlosen ektoblastischen Glaskörper gesellt sich nur bei den Säugetieren und bei dem Menschen ein zellenhaltiger mesoblastischer Glaskörper. Seine polymorphen Zellen gelangen mit der Arteria hyaloidea von der Stielrinne her durch die fetale Augenspalte und am Bereiche des Umschlagsrandes zwischen Linse und Netzhautblatt in den Glaskörperraum (Fig. 220). Es ist zweifelhaft, ob diese Zellen zur Bildung der Wände der Glaskörpergefäße verbraucht werden oder ob und in welcher Menge sie nach Rückbildung der Glaskörpergefäße im Glaskörper als Bindegewebszellen bestehen bleiben. Daß man im fertigen Glaskörper eingewanderte Leukocyten finden kann, wird allseitig zugegeben.

Entwicklung der Tunica intima bulbi und des Sehnerven.

Das Pigmentblatt des Augenbechers liefert das Pigmentepithel der Pars optica und der Pars caeca (Pars ciliaris und iridica) der Tunica intima oder der Netzhaut. Die schwarzen Pigmentkörnchen treten am Umschlagsrande des Augenbechers beginnend bis zum Augenbecherstiel in den Zellen des Pigmentblattes entweder gleichzeitig mit der Abschnürung der Linse vom Epidermisblatt (Mensch) oder bald danach (Hund, Schaf) oder erst etwas später (Hühner- und Entenembryonen) auf.

Die feinfaserige, dünne, gewöhnlich als Limitans chorioideae beschriebene Membran zwischen Pigmentblatt und Chorioidea deute ich ihres faserigen Zusammenhanges mit den Basalenden der Pigmentzellen wegen als Basalhaut der Pigmentschicht der Retina.

Die den Umschlagsrand des Augenbechers umgebende zuerst schmale, allmählich breiter werdende Zone, welche sich schon früh als Pars caeca retinae deutlich gegen die Pars optica absetzt (Fig. 221 u. 224) bleibt dünn und wird zur Pars ciliaris und iridica retinae. Die Pars optica dagegen verdickt sich und schichtet sich unter lebhafter Zellvermehrung. Wie in der Hirnwand sondern sich ihre Zellen in Neuroblasten und Spongioblasten (Ependymzellen und Gliazellen).

Aus den Neuroblasten differenzieren sich zuerst die multipolaren Nervenzellen des Ganglion nervi optici. Ihre Neuriten sammeln sich alsbald zu einer immer deutlicher werdenden glaskörperwärts gelegenen Schicht markloser Fasern und wachsen gegen die Insertionsstelle des Becherstieles zu und in diesen ein.

Weitere Sonderung liefert die Schicht der Bipolaren (innere

Körnerschicht) sowie die Ependym- oder Neuroepithelschicht. Diese wandelt sich zu den Sehzellen oder den Stäbchen und Zapfen um. Die Dendriten und Neuriten der Bipolaren und des Ganglion nervi optici bilden die Zwischenschichten (innere und äußere reticuläre Schicht). Schon bei dem sechsmonatlichen menschlichen Embryo sind diese Schichten vollkommen deutlich.

Die Stäbchen und Zapfen sind nur zu bestimmter Leistung umgewandelte Ependymzellen, mit denen sie auch nach ihrer Lage über-

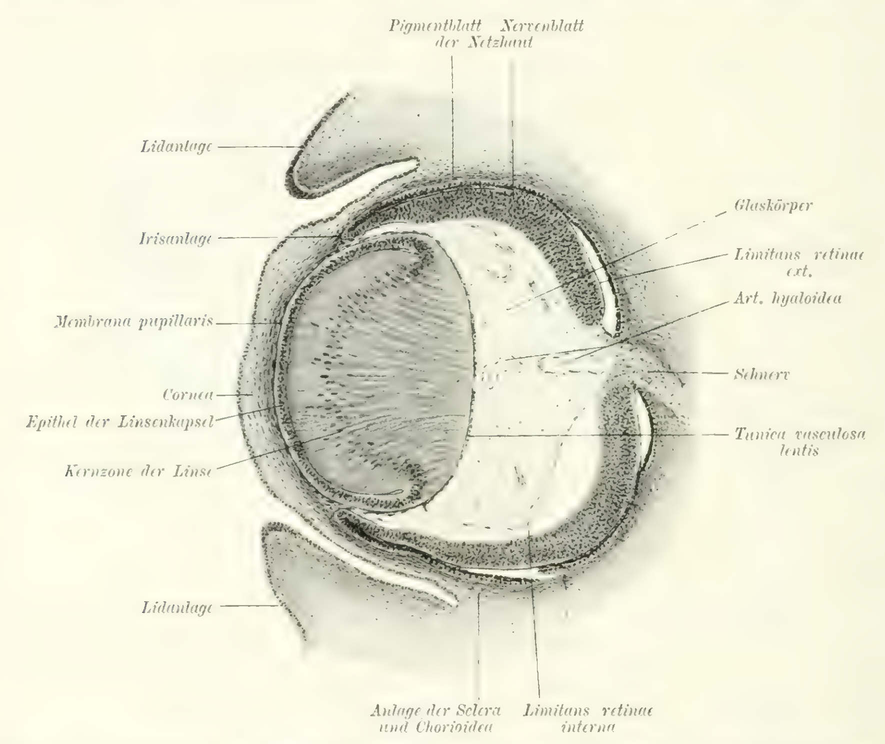


Fig. 221. Schnitt durch das Auge eines Kaninchenembryos von 16 Tagen und 12 mm Körperlänge. Vergr. ca. 40 : 1.

einstimmen. Wie im Zentralnervensystem liegen sie auch in der Augenblase dem Sehventrikel zugekehrt und grenzen an die Limitans retinae externa. Sie entspricht in Wirklichkeit der Limitans interna des Zentralnervensystems (Fig. 215 und 217).

Die Stäbchen und Zapfen entstehen aus halbkugeligen Auswüchsen der Stäbchen- und Zapfenzellen, welche durch die Limitans durchtreten und erst nach der Geburt zuerst die Innen- und dann die cuticularen Außenglieder bilden. Jede Sehzelle wird von einer prismatischen Zelle der Pigmentschicht umschlossen. Die Macula lutea wird erst nach der Geburt aber nur beim Menschen und Affen deutlich.

Außer den lichtempfindlichen Ependymzellen und der „Gehirnschicht“ (Bipolaren, Ganglion nervi optici und Nervenfaserschicht) gehen auch die Radiärfaserkegel der Müllerschen Stützzellen aus der epithelialen Netzhautanlage hervor. Sie bilden peripher eine Cuticula, die Limitans externa, und mit ihren Basalenden sehr früh glaskörperwärts die Limitans interna retinae. Außerdem entstehen in der Nervenfaserschicht Gliazellen. Im Bereiche der Pars caeca entwickelt die Netzhaut keine nervösen Elemente, sondern besteht stark verdünnt nur aus dem Stützgerüste der Netzhaut.

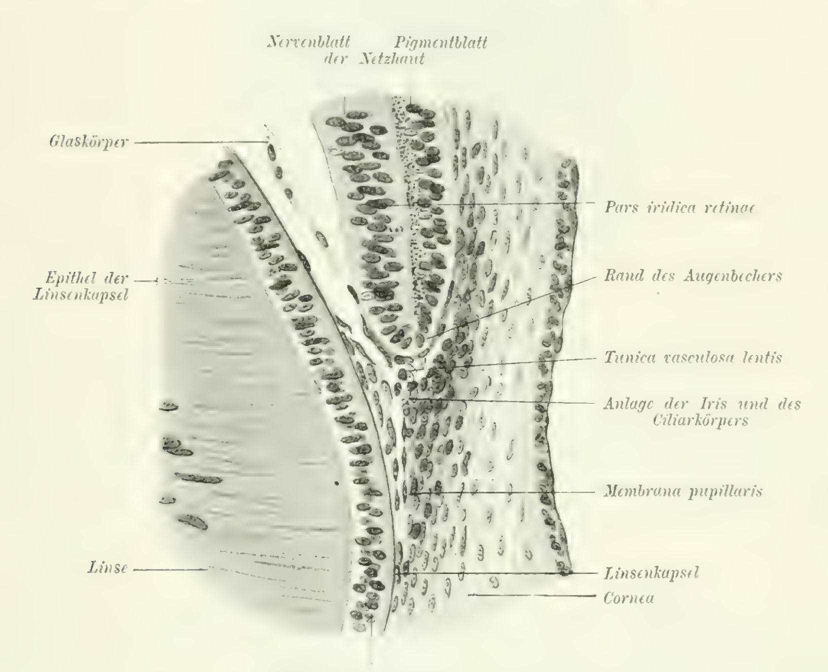


Fig. 222. Umschlagsrand des in Fig. 221 abgebildeten Augenbechers bei stärkerer Vergrößerung, um die beginnende Irisbildung zu zeigen. Vergr. ca. 300 : 1.

Der Sehnerv formt sich aus den Neuritenbündeln des Ganglion nervi optici, welche meridional zur Papilla nervi optici verlaufen und in den Augenbecherstiel einwachsen, sowie aus Fasern, welche aus dem Gehirn in die Netzhaut einwachsend in der Schicht der Bipolaren mit Endbüscheln enden (Pupillarfasern). Alle diese Fasern benutzen den Augenbecherstiel als Brücke und drängen seine Epithelien auseinander, während der Sehventrikelrest im proximalen Teile schwindet. Der distale rinnenförmige Teil hat sich um die inzwischen in ihm gelegene und in den Glaskörper eingewachsene Arteria hyaloidea zum Rohre geschlossen. Die Epithelien des Augenbecherstieles werden

zu Gliazellen und beweisen ebenso wie die Entstehung der Augenblase und des Augenbechers, daß der „Nervus“ opticus nicht einem peripheren Nerven, sondern einer cerebralen Bahn entspricht, denn nur im Zentralnervensystem, nicht aber in peripheren Nerven entwickeln

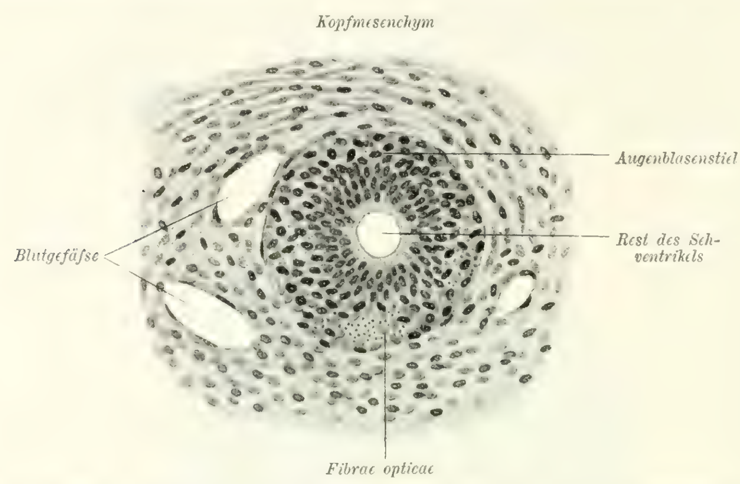


Fig. 223. Querschnitt durch den proximalen röhrenförmigen Teil des Augenbecherstieles eines Katzenembryos von 1 cm Nackensteißlänge. Vergr. ca. 350:1.

sich Gliazellen. Später erhält der Opticus noch seine aus Lepto- und Pachymeninx bestehenden Scheiden und wird von gefäßhaltigem Bindegewebe durchsetzt.

Tunica media und externa

entstehen aus der den Augenbecher umhüllenden mesoblastischen Hülle. Das abgeschnürte Linsenbläschen wird zunächst nur durch eine dünne Lage von Mesoblastzellen von dem Epidermisblatte geschieden, welche sich verdickt und in den bindegewebigen Teil der Cornea und in die dünne Membrana pupillaris sondert. Zwischen beiden entsteht dann eine Spalte, die vordere Augenkammer (Fig. 224). Das die Rückfläche der Hornhaut bekleidende Angiothel geht aus dem Mesoblast, das Epithel der Außenfläche der Hornhaut aus dem Epidermisblatt hervor. Die Hornhaut des Embryos und Neugeborenen ist beträchtlich dicker als die Sclera und unverhältnismäßig stark konvex (Fig. 221). Ihre Limitans anterior und posterior (Bowmannsche und Descemetische Haut) werden beim dreimonatlichen Embryo deutlich, gleichzeitig wird die anfangs undurchsichtige Hornhaut durchsichtig.

Die Tunica externa oder Sclera entwickelt sich beim Menschen anfangs der sechsten Woche und nimmt durch Apposition von außen

her an Dicke zu. Die Sclera ist noch vor der Geburt in der Umgebung der Papilla nervi optici und gegen die Cornea zu auffallend dünn.

Die Tunica media oder vasculosa entsteht vor der Sclera. Schon ehe die Tunica externa als besondere Lage sich sondert, ist die Augenblase beziehungsweise der Augenbecher von einem engmaschigen Capillarnetz, der ersten Anlage der Tunica media umsponnen. Am elften

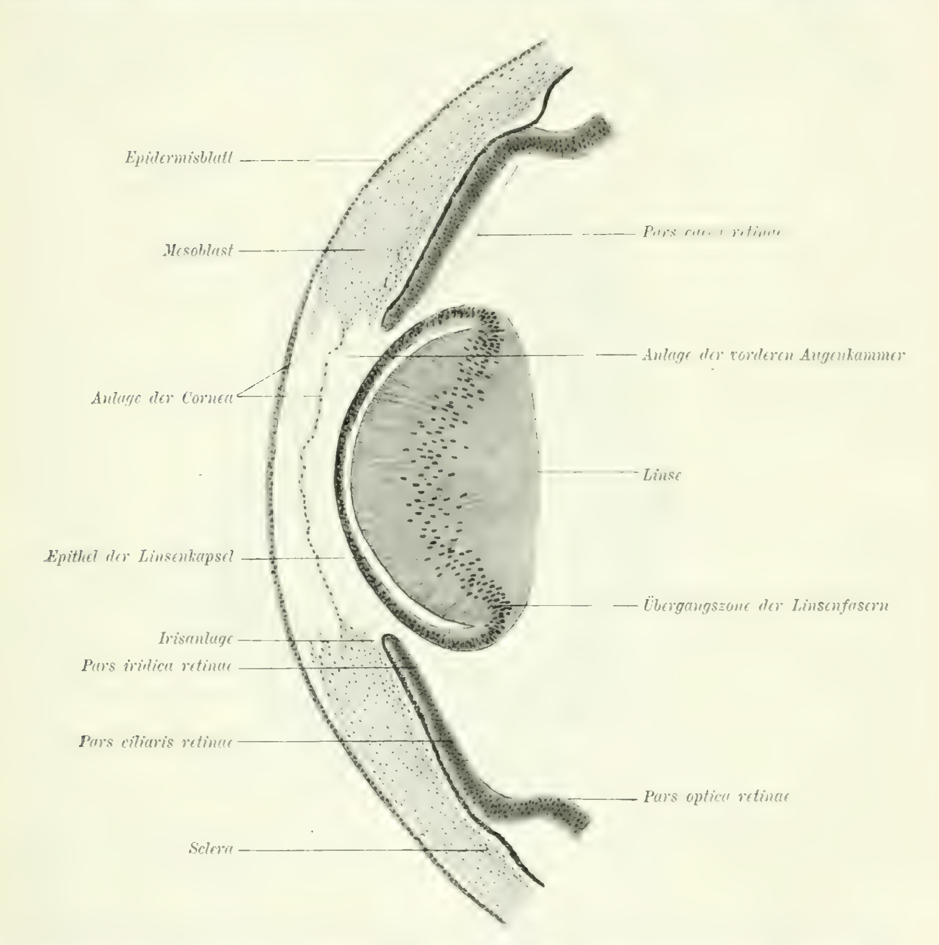


Fig. 224. Schnitt durch den lateralen Pol des Auges eines Hühnerembryos vom 5. Brüttage. Vergr. ca. 120 : 1.

Tage umkreist beim Kaninchen (menschliche Embryonen aus so früher Zeit sind nicht untersucht) ein Ringgefäß den Umschlagrand des Augenbechers und schließt das von den Gefäßen an der Basis der Hirnanlage her gespeiste Kapillarnetz ab. Es entsendet ferner einen blinden Sproß in den Glaskörperraum, die primäre Glaskörperarterie.

Die Iris entsteht aus der ringförmigen Wucherung des gefäßhaltigen Bindegewebes vor dem Becherrande, das anfangs weder von der Cornea

noch von der Sclera abgrenzbar ist (siehe Fig. 221 u. 222). Nach Bildung der vorderen Augenkammer hängt dieser ringförmige Wulst mit der Gefäßhaut, der Membrana pupillaris (siehe unten) und zwischen Linsenäquator und Augenbecher auch mit den Glaskörpergefäßen zusammen. Dieser zur Membrana pupillaris gehörige Ringwulst verbreitet sich dann zu einer bindegewebigen, gefäßhaltigen Platte über der äußeren Linsenfläche. Seine beiden Blätter verdünnen sich: die Pigmentbildung greift aus dem Außenblatt auch auf das Innenblatt über, und beide Blätter verwachsen schließlich untereinander und mit

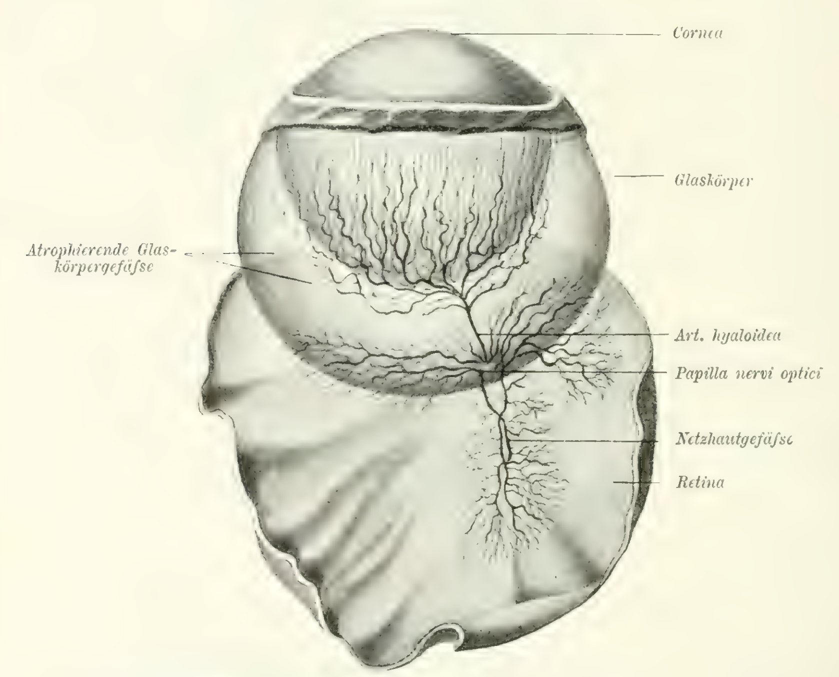


Fig. 225. Innere Augengefäße von einem Rindsembryo von 11 cm nach O. Schultze. Die Sclera ist am Cornealrand abgetragen, die Netzhaut ist am Ciliarrand durchtrennt und nach unten umgeschlagen. Vergr. ca. 8 : 1.

der Iris zur Pars iridica oder caeca retinae (Fig. 224). Der freie Rand der Iris begrenzt nun das Sehloch oder die Pupille.

Die Irismuskulatur, der Dilatator und Sphincter pupillae, entstehen aus dem äußeren epithelialen Blatte des Augenbechers, sind also epitheliale Muskeln. Der Ciliarmuskel entsteht aus Mesenchymzellen. Schon im siebenten Monat sind diese Muskeln beim Menschen sehr gut ausgebildet.

Etwas später als die Iris legt sich der Ciliarkörper als ein System radiär um den Insertionsrand der Iris und um den Linsenäquator angeordneter gefäßhaltiger Falten der Tunica media an (Fig. 227).

Durch diese Ciliarfalten oder Processus ciliares wird natürlich auch die sie deckende dünne Pars ciliaris retinae mit gefaltet und verwächst mit dem Ciliarkörper. Die dickere Pars optica retinae grenzt sich gegen den Ciliarkörper durch die Ora serrata ab.

Ciliarkörper und Iris entstehen beim Menschen anfangs des dritten Monats, doch färbt sich die Iris erst gegen Ende des vierten Monats.

Gleichzeitig haben in der Tunica media selbst weitere Differenzierungen zur Ausbildung der äußeren und inneren Augengefäße geführt. Aus dem schon oben erwähnten Kapillarnetz geht das System der äußeren Augengefäße (Arteriae ciliares posteriores, breves und longae, Art. ciliares anteriores und aus dem Ringgefäß der Circulus arteriosus iridis) hervor. In dem Bereiche der Pars optica retinae trennt sich das primitive Gefäßnetz nach bedeutender Entfaltung in die zur Ernährung der Stäbchen und Zapfen bestimmte Choriocapillaris und eine nach außen von ihr gelegene die Strudelvenen enthaltende venöse Schichte. Beide Schichten sind leicht trennbar und hängen nur am Ciliarkörper fester zusammen. Die venöse Schicht wird durch die lockere Lamina fusca an die Sclera angeheftet.

Von diesem Gefäßgebiete sondern sich die inneren Augengefäße als das System der Arteria hyaloidea, zur Ernährung des Glaskörpers, der Linse und der eigenen Blutgefäße der Netzhaut (Fig. 225).

Zur Zeit des fertigen Augenbechers tritt von der Hirnbasis her durch die Stielrinne verlaufend ein Gefäß in den Glaskörper ein (siehe Fig. 219) und verbindet sich mit dem aus der primären Glaskörperarterie hervorgegangenen Kapillarnetz. Das ist die sekundäre Arteria hyaloidea. Sie verästelt sich nur an der Glaskörperoberfläche bis zum Linsenäquator; ihr Gefäßnetz versinkt aber gleichsam unter Obliteration der oberflächlichen Gefäßmaschen immer tiefer in den Glaskörper, und die obliterierten Gefäßreste ragen im dritten Monate wie feine Spitzen frei in den Glaskörper (Fig. 225). Im fünften Monate findet sich von diesen Glaskörpergefäßen nur noch der zum inneren Linsenpole durch den Glaskörper ziehende Stamm. Glaskörpervenen fehlen vollkommen.

Die Verzweigungen der Arteria hyaloidea umspinnen die Linse mit einer gefäßreichen bindegewebigen Hülle, der Tunica vasculosa lentis, welche beim Menschen vom 2.—7. Monate besteht und die Ernährung der gefäßlosen Linse übernimmt. Die äußere hinter dem Sehloche gelegene Wand der Linsenkapsel hängt von Anfang an mit dem zwischen Linse und Becherrand gelegenen Mesoblast und mit der Anlage der Iris zusammen (Fig. 222).

Die Tunica vasculosa lentis erhält ihr arterielles Blut durch die sekundäre Glaskörperarterie, welche durch den Schluß der Stielrinne in das Endstück des Sehnerven eingeschlossen zur Arteria cen-

tralis nervi optici und retinae wird. In der Nähe des hinteren Linsenpoles zerfällt die Arterie der Tunica vasculosa lentis in di-

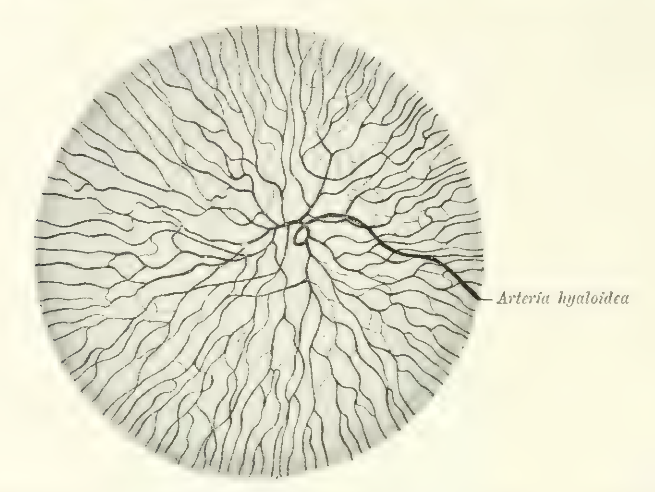


Fig. 226. Verzweigung der Art. hyaloidea in der Tunica vasculosa lentis von einem 8 monatlichen menschl. Fetus. (Glaskörperseite.) Vergr. ca. 15 : 1.

Ciliarkörper

Pupillarrand der Iris

Hintere Irisfläche

Membrana pupillaris

Fig. 227. Membrana pupillaris von einem 8 monatl. menschl. Embryo im Zusammenhange mit der Iris von hinten nach Wegnahme der hinteren Hälfte der Tunica vasculosa lentis und der Linse gesehen. Vergr. ca. 15 : 1.

chotomisch sich teilende, radiär zum Linsenäquator verlaufende Kapillaren (Fig. 226). Die Membrana pupillaris erhält schon sehr früh aus dem Circulus arteriosus iridis major hervorgegangene Gefäßschlingen.

Der Circulus arteriosus iridis major entsteht aus dem Randgefäße des Augenbechers. Die Venen der Membrana pupillaris verlaufen um den Rand der Iris nach vorne und ergießen sich in die Irisvenen.

Im siebenten Monate beginnt die Rückbildung der Gefäße und des Bindegewebes der Tunica vasculosa. Ist die Membrana pupillaris ausnahmsweise beim Neugeborenen noch vorhanden, so spricht man von einer Atresia pupillae congenita. In diesem Falle erhält die Membrana pupillaris ihre Blutzufuhr noch von der Iris her.

Die Netzhautgefäße entwickeln sich (Fig. 225) als Membrana vasculosa retinae aus dem als Arteria centralis retinae übrigbleibenden Stamm der Arterie hyaloidea, haben aber gar keine Beziehung zu den vollkommen schwindenden Glaskörpergefäßen. Sie wachsen dann in die ursprünglich vollkommen gefäßlose Netzhaut ein, verbreiten sich aber nur in deren Nervenfaser- und Ganglienzellenschicht. Im sechsten Monate sind diese Schichten fast im Bereiche der ganzen Netzhaut des menschlichen Embryos gefäßhaltig.

Gegen Ende der Gravidität ist die Aderhaut noch sehr dünn und pigmentfrei. Im Bereiche der Verschlußstelle der fetalen Augenspalte zeigt die ventrale Seite der Aderhaut bei den Embryonen aller Wirbeltiere einen pigmentfreien vom Pupillarrande bis zum Austritte des Nervus opticus reichenden Streifen, die „Chorioidealspalte", welche beim Menschen in der sechsten bis siebenten Woche schwindet. Die Nahtstelle des Pigmentblattes der Retina bleibt nämlich nach Schluß der Augenspalte noch einige Zeit pigmentfrei und veranlaßt dadurch diesen Streifen. In der Chorioidea selbst besteht aber eigentlich gar keine Spalte, es sei denn, daß eine solche als Hemmungsbildung durch den unvollständigen Verschluß der retinalen Augenspalte bedingt wird, die sich in einzelnen Fällen sogar in die Iris hinein fortsetzen kann (Coloboma iridis).

Die Nebenorgane des Auges.

Gleich nach Bildung der Hornhaut, also schon ziemlich früh, entwickeln sich die Augenlider in Form zweier von oben und unten her über die Hornhaut wachsender Cutisfalten (Fig. 221). Der innere aus dem Epidermisblatte stammende Epithelbelag der Lidfalten schlägt sich am Fornix conjunctivae in das Hornhautepithel um und wird samt seiner bindegewebigen Grundlage zur Conjunctiva bulbi et palpebrarum. Die zwischen den freien Lidrändern befindliche Lidspalte wird durch Epithelwucherung an den Lidrändern zeitweise verschlossen. Dieser Verschluß dauert beim Menschen vom dritten Monate bis kurz vor der Geburt, bei Nagern und Raubtieren bis kürzere oder längere Zeit nach der Geburt („blindgeborene" Tiere). Noch während der Verklebung der Lidränder legen sich die Tarsaldrüsen nach Art der Talgdrüsen als zapfenförmige Wucherungen der Basalschicht der

Epidermis vom Lidrande mit sekundärer Sprossenbildung an. Ihre Lichtung entsteht durch fettige Degeneration der in der Drüsenachse gelegenen Zellen. Gleichzeitig mit ihnen entstehen die Augenwimpern nach Art der übrigen Haare.

Das dritte Augenlid der Tiere oder die Membrana nictitans, die Nickhaut, entsteht als senkrechte Conjunctivalfalte im medialen Augenwinkel. Beim Menschen tritt sie nur als Rudiment in Gestalt der Plica semilunaris auf. In ihr entwickeln sich Talgdrüsen und die nach dem Typus der Tränendrüsen gebaute Hardersche Drüse. Sämtliche Drüsen zusammen veranlassen eine kugelige Prominenz der Nickhaut, die Caruncula lacrimalis. Auch beim Menschen findet sich mitunter, z. B. beim Neger, in der Plica semilunaris, eine kleine dem Blinzknorpel der Säugetiere entsprechende Knorpelplatte.

Von den Amphibien herauf bis zum Menschen entsteht durch Epithelwucherung vom Fornix conjunctivae aus die Tränendrüse. Der vom medialen Augenwinkel in die Nasenhöhle führende, die Drüsensekrete und die Tränenflüssigkeit abführende Tränennasengang (Fig. 109) legt sich in Gestalt der schon auf S. 147 erwähnten Tränenfurche an.

Ihre Ränder biegen sich zusammen und bilden so eine solide äußerlich nur durch eine feine Furche erkennbare Epithelleiste, die sich vom Oberflächenepithel abschnürt und durch Auflösung ihrer axialen Zellen zu einem Kanal wird.

Von den Tränenröhrchen entsteht das obere aus dem Anfangsstück der aus der Tränenfurche hervorgegangenen Epithelleiste, das untere sproßt aus dem oberen hervor. Der Tränensack entsteht durch Erweiterung des Anfanges des Tränenkanales.

Der tränenableitende Apparat ist beim Menschen schon im zweiten Embryonalmonat gut entwickelt. Der Tränengang verläuft mehr oder minder geschlängelt mit zahlreichen Aussackungen.

Über Augenmuskeln siehe unter Muskulatur.

B. Organe und Systeme des Entoblasts.

I. Darmkanal und Anhangsorgane.

1. Morphologische Entwicklung des Darmkanals.

Nach Schluß des Darmnabels durchzieht der primitive Darm als ein ziemlich gleichweites, annähernd gerades Rohr den Körper und wird durch einen breiten, zwischen den beiden Urnieren gelegenen Mesenchymstreifen, die Gekrösplatte, an die dorsale Rumpfwand angeheftet (Fig. 228).

Etwa in seiner Mitte kommuniziert der primitive Darm durch den Nabelblasengang mit der Nabelblasenhöhle, an seinem Kaudalende dagegen durch den Urachus mit der Allantoishöhle (Fig. 106 u. 123).

Mund und Afteröffnung entstehen erst nachträglich in dem anfänglich an seinen beiden Enden blind geschlossenen Darm durch Schwund der Rachen- und Kloakenhaut (S. 144 u. 165).

Mundhöhle und Afterhöhle werden auch als Mund- und Afterdarm bezeichnet.

Der primitive Darm besteht, abgesehen von dem seine Innenfläche überziehenden Epithel (Enteroderm), aus einer Wand von visceralem Mesoblast.

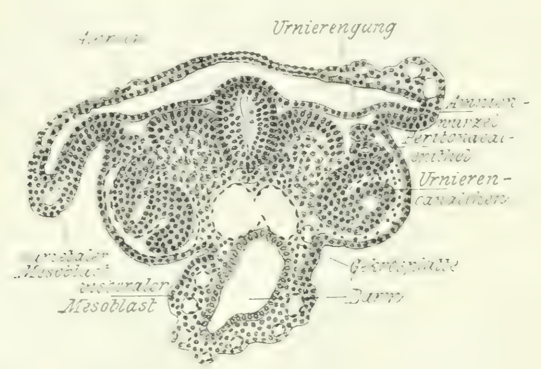


Fig. 228. Querschnitt durch das 7. Urwirbelpaar eines Schafembryos mit 14 Urwirbelpaaren (16 Tage und 22 Stunden). Vergr. ca. 90 : 1.

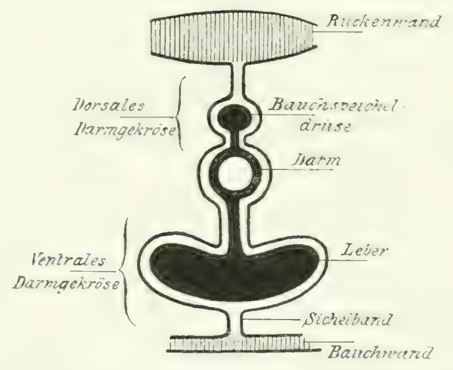


Fig. 229. Querschnittschema zur Bildung der Gekröse und zur Entstehung der Leber im ventralen Darmgekröse.

Mit dem Verschlusse des Leibesnabels sinkt der Darm in ventraler Richtung tiefer in die Leibeshöhle ein. Er hängt dann durch die im dorsoventralen Durchmesser verlängerte und zum Gekröse oder Mesenterium ausgewachsene Gekrösplatte an der dorsalen Wand der Leibeshöhle (Fig. 99 und 230). Unter der Chorda enthält der Gekrösansatz die Aorta und besteht nun aus einer die Darmgefäße enthaltenden Bindegewebsplatte, deren beide oberflächliche Lagen sich in Bauchfell umwandeln. Erst mit vollendeter Entwicklung des Zwerch-

felles wird die Leibeshöhle in eine Brust- und Bauchhöhle und damit auch in deren seröse Auskleidung, das Brust- und Bauchfell, geschieden. Die serösen Tapeten der Brust- und Bauchhöhle entstehen also wie der seröse Überzug des Darmes und seiner Anhänge in loco auf der Oberfläche der betreffenden Gebilde.

Nur in dem Bereiche des Kopfes und Afters, in welchem die Cölombildung und mit ihr die Spaltung des Mesenchyms in parietalen

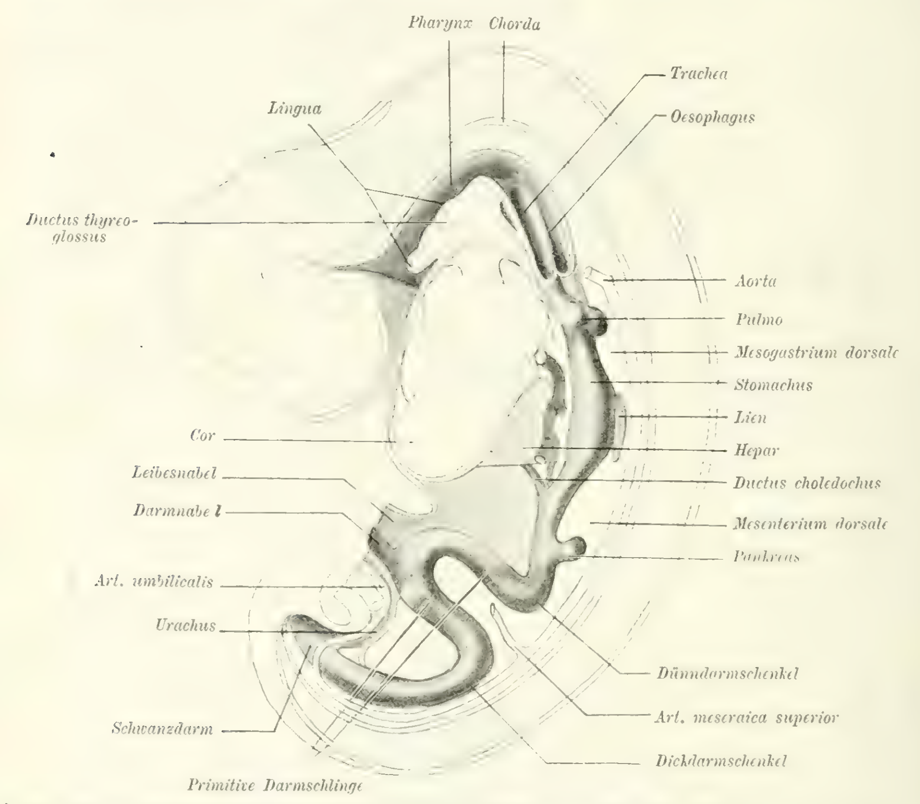


Fig. 230. Modell des Verdauungskanals eines menschl. Embryos von 28 Tagen. Nach His-F. Ziegler.

und visceralen Mesoblast ausbleibt, ist die Wand des Mund- und Afterdarmes in direktem Zusammenhang mit ihrer Umgebung geblieben.

Die Anlage des ganzen Verdauungskanals wird, abgesehen vom Mund- und Afterdarm, eingeteilt in den Vorderdarm, den Mitteldarm und den Hinterdarm.

Aus dem Vorderdarm entstehen: der Rachen, die Speiseröhre, der Magen, nebst dem bis zur Bildungsstelle der Leber oder der Mündung des Gallenganges reichenden Stücke des Duodenums (Fig. 230).

Die Verbreitung des Nervus vagus im Bereiche des Vorderdarmes deutet darauf hin, daß diese ganze Darmstrecke sich aus einem ursprünglich im Bereiche des Kopfes gelegenen Darmabschnitt (ausschließlich den Munddarm) hervorgebildet hat.

Zum Rachen oder Schlunddarm (Pharynx) wird der Teil des Vorderdarmes, welcher an den Seitenwänden die Schlundtaschen, an seiner ventralen Wand das Herz trägt (siehe Fig. 106 u. 230) und, anfänglich fast ganz im Kopfe gelegen, zusamt der Mundhöhle auch Kopfdarm heißt. Seine Lichtung (siehe Fig. 88 u. 90) besitzt mit Ausnahme der Stellen, wo er an die Pleuropericardialhöhle grenzt und von visceralem Mesoblast umscheidet wird, keine besondere viscerale Mesoblasthülle. Sein Epithel liegt hier der Chorda, dem Mesenchym des Kopfes und der Visceralbögen sowie teilweise auch den in letzteren verlaufenden Aortenbögen unmittelbar an (s. Fig. 202 u. 203). Erst durch Abspaltung einer Mesenchymlage an der dorsalen Schlundwand und Vorwachsen derselben gegen die Medianlinie erhält er später eine eigene Wand.

Aus der „Ergänzungsplatte" zwischem dem vorderen Chordaende der Säuger und der Basis der primitiven Rachenhaut entstehen mehr oder minder deutliche Epithelwucherungen. Sie enthalten später eine Lichtung und bilden das Rudiment eines bei niederer stehenden Wirbeltieren wohl entwickelten „präoralen Darmabschnittes".

Die Speiseröhre nebst der spindelförmigen Magenanlage bleibt anfänglich äußerst kurz und wächst erst mit der Streckung des Embryos und der Ausbildung des Halses, sowie der Brustorgane (Herz und Lungen) in die Länge. Die Speiseröhre besitzt anfänglich ebensowenig wie der Pharynx eine eigene Wand und erhält sie erst nachträglich in der für diesen angegebenen Weise. Die Lichtung der Speiseröhre ist in gewissen Entwicklungsstadien vorübergehend durch Epithel verstopft und wird erst später wieder durchgängig (Fig. 293).

Der Magen setzt sich als eine kaudal von den Schlundfurchen gelegene spindelförmige Erweiterung des Vorderdarmes immer deutlicher als besonderes Organ ab. Der auf den Magen folgende Teil des Vorderdarmes wird nachträglich durch die ringförmige Pylorusklappe vom Magen, dann erst nach Anlage der Leber und ihres Ausführungsganges vom Mitteldarm abgrenzbar.

Die Anhangsorgane des Vorderdarmes (Thymusdrüse, Schilddrüse, Kehlkopf, Luftröhre, Lunge) werden bei Schilderung der Anhangsorgane des ganzen Darmes besprochen werden.

Mittel- und Hinterdarm.

Mitteldarm und Hinterdarm sind anfänglich nicht als gesonderte Darmteile voneinander abgrenzbar, sondern bilden noch einen einheitlichen Darmabschnitt, dessen Gliederung sich folgendermaßen vollzieht.

Abgesehen vom Mund- und Schlunddarm hängt die ganze Darmanlage an dem von der Wirbelsäule entspringenden dorsalen Gekröse, dem Mesenterium dorsale. Vom Beginn der Speiseröhre bis zum Ende des Duodenums wird der Darm noch durch ein ventrales Gekröse (Fig. 229) an der ventralen Bauchwand befestigt.

Diese bei niederen Wirbeltieren zeitlebens bestehenden Verhältnisse ändern sich bei den höheren Wirbeltieren. Zunächst muß der rasch in die Länge wachsende kaudal vom Magen gelegene Darmabschnitt, um in der Leibeshöhle Platz zu finden, eine Schlinge bilden, die bei allen Säugetieren im wesentlichen in gleicher Weise auftretende primitive Darmschlinge (Fig. 230).

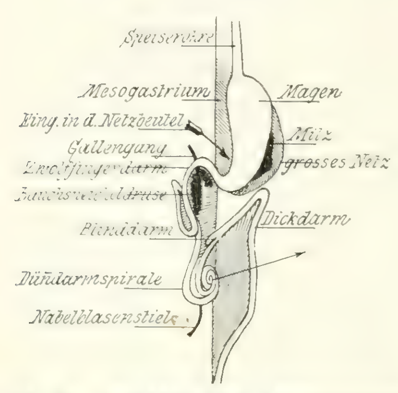


Fig. 231. Darmkanal eines Katzenembryos. Vergr. ca. 4:1. Der Pfeil bezeichnet die Achse, um welche sich der Dünndarm aufrollt.

In diesem Stadium senkt sich also der Ösophagus in den erweiterten, aber noch ziemlich spindelförmigen, mit seiner Längsachse parallel der Wirbelsäule gestellten Magen ein. Dieser ist durch ein eigenes dorsales Gekröse, das Mesogastrium dorsale, an der Wirbelsäule befestigt. In diesem entsteht die Milz.

Die dorsale, sehr bald etwas ausgebuchtete Wand des Magens entspricht der großen (Fig. 230 u. 232), die ventrale, durch die inzwischen entstandene Leber etwas eingedrückte Wand der kleinen Kurvatur. Am Pylorus biegt das Duodenum bald in scharfer Knickung dorsal um. An der Wirbelsäule wird es durch eine relativ kurz bleibende Strecke des Gekröses, das Zwölffingerdarmgekröse, angeheftet und entfernt sich dann von derselben in ventraler Richtung. An der aus zwei parallelen, dicht nebeneinander verlaufenden und durch ein kurzes Gekröse verbundenen Schenkeln bestehende primitive Darmschlinge (Fig. 230) unterscheidet man einen ventralwärts verlaufenden „absteigenden" oder Dünndarmschenkel und einen dorsalwärts verlaufenden „aufsteigenden" Schenkel. Am Schlingenscheitel biegen beide Schenkel ineinander um, und an dieser Stelle verbindet der Nabelblasenstiel die Darmschlinge mit der Nabelblase. Der Schlingenscheitel liegt vom Amnion überzogen in der Nabelöffnung der Bauchwand.

Nach Verödung und Rückbildung des Nabelblasenstiels können sich ausnahmsweise blindsackförmige Spuren von dessen Insertionsstelle am Darme erhalten und bedingen dann die als „Meckelsches Divertikel" am Hüftdarme bekannte Ausbuchtung.

Der aufsteigende Schlingenschenkel ist anfänglich in ganzer Länge gleich weit, zeigt aber bald in der Nähe des Schlingenscheitels eine

kleine Knospe, die Anlage des Blinddarmes (Fig. 230 u. 231). Die später zwischen Hüft- und Blinddarm deutliche Ileocaecalklappe entsteht durch Knickung des Darmrohres und markiert dann deutlich die Grenze zwischen Mittel- und Hinterdarm oder, wie man nun auch sagen kann, zwischen Dünn- und Dickdarm. Das kaudal von dieser Klappe gelegene Darmstück wird zum Dickdarm und sondert sich in Blinddarm, Grimmdarm und Mastdarm.

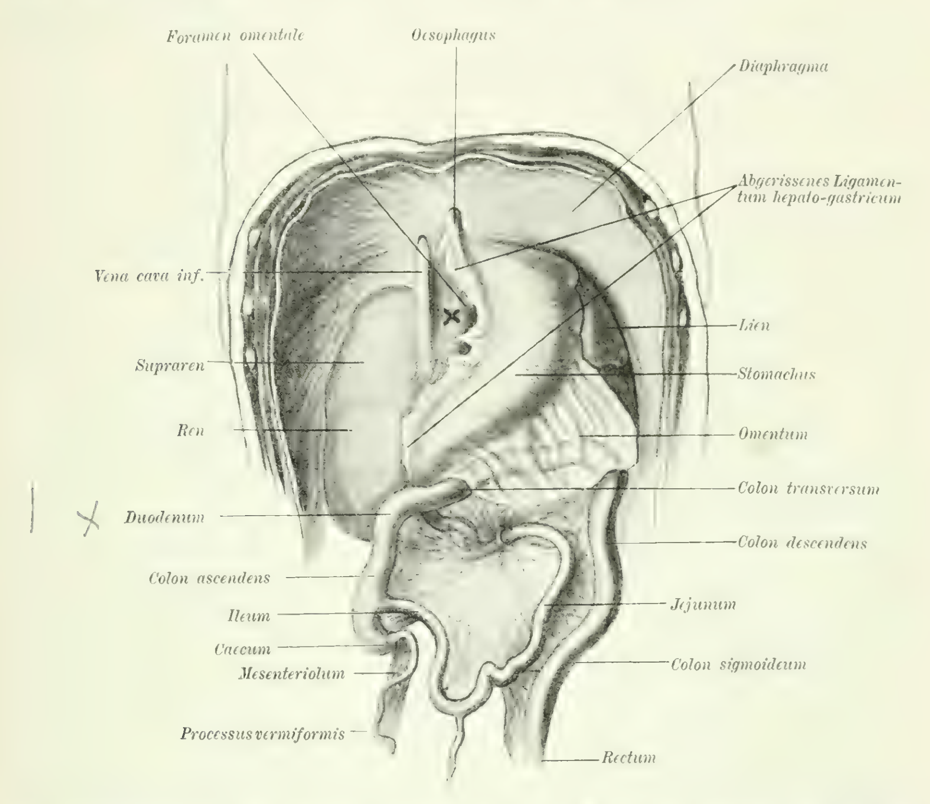


Fig. 232. Darmtractus eines menschl. Embryos aus dem 4. Monat. Der Dünndarm ist der Übersichtlichkeit wegen verkürzt gezeichnet. Vergr. ca. 2 : 1.

Die bleibenden Lageverhältnisse des Darmes werden veranlaßt: 1. durch Drehungen des Magens, 2. durch Längenwachstum und Verlagerung des Darmes und 3. durch nachträgliche Verklebungen und Verwachsungen ursprünglich getrennter, einander zugekehrter Gekrösflächen.

Die Drehung des Magens führt zur Netzbildung und vollzieht sich bei Tieren mit einfachen Mägen (z. B. Fleischfresser, Pferd, Schwein) sowie beim Menschen folgendermaßen:

Der Magen gelangt durch eine zweifache Drehung aus seiner anfänglichen Sagittalstellung in seine definitive Lage. Durch die erste

Drehung stellt er sich zuerst in eine schräge, dann mehr quere Lage zur Wirbelsäule, wobei seine Cardia aus der medianen Lage nach links und etwas kaudal, der Pylorus dagegen nach rechts und kranial verschoben wird. Gleichzeitig kommt durch eine zweite Drehung der kleine Bogen kranial, der große kaudalwärts, die linke Magenfläche ventral, die rechte dorsal zu liegen. Auch das kardiale Speiseröhrenende erfährt eine Drehung um seine Längsachse, durch welche sein linker Rand ventral, sein rechter dorsal zu liegen kommt. Diese Drehung veranlaßt auch den rechten Nervus vagus dorsal, den linken ventral vom Oesophagus das Zwerchfell zu passieren.

Diese Lageveränderung des Magens zwingt auch das anfänglich kurze, am großen Magenbogen festgeheftete dorsale Magengekröse, der Drehung des großen Bogens zu folgen. Es wird taschenartig ausgezogen und zum großen Netz (Fig. 256, 231 u. 232). Zwischen seiner Insertion an der dorsalen Rumpfwand und der dorsalen Magenfläche befindet sich eine von rechts über dem kleinen Magenbogen her in der Richtung des oberen Pfeiles zugängliche Tasche, der primitive Netzbeutel (Fig. 231 u. 232). Dieser wächst nun beckenwärts aus und bedeckt dabei das Quercolon und die Dünndarmschlingen. Seine vordere Lamelle entspringt von der großen Kurvatur des Magens und biegt am unteren Netzbeutelrande in die hintere um, die dann zur hinteren Bauchwand zurückläuft (Fig. 232 u. 233). Sie legt sich in der linken Körperhälfte der hinteren Bauchwand und als Ligamentum phrenicolienale dem Zwerchfell an. Das ventrale Magengekröse wird durch die sich rasch vergrößernde Leber (Fig. 229) nach rechts und vorne verlagert und zum kleinen Netz (Leber-Magen und Leber-Zwölffingerdarmband). Der Netzbeutel öffnet sich jetzt nicht mehr rechts über dem kleinen Magenbogen in die Bauchhöhle, wie in Fig. 231, sondern bei × in Fig. 232 in den dorsal vom kleinen Netze und kaudal von der Leber gelegenen Vorraum des Netzbeutels (Atrium bursae omentalis), in den man von der Bauchhöhle aus von rechts her durch das Winslowsche Loch oder das Foramen omentale gelangt.

Bei manchen Tieren (z. B. bei Fleischfressern) besteht der Netzbeutel zeitlebens. Beim Menschen beginnen die einander zugekehrten Innenflächen seiner Blätter im vierten Monate miteinander zu verwachsen. In den ersten Jahren nach der Geburt ist dieser Prozeß beendet, und der Netzbeutel ist zu einer soliden Platte geworden.

Außerdem verwächst die Unterfläche des Netzbeutels mit der Vorderfläche des Quercolon und des Mesocolon transversum (Fig. 233 *B*).

Zuerst liegen ab- und aufsteigender Schlingenschenkel der primitiven Darmschleife nebeneinander (Fig. 230). Später aber bildet der absteigende Schlingenschenkel eine sekundäre, dem Zwölffingerdarm zugehörige Schleife (Fig. 231). Ferner rollt sich der am Nabel gelegene Teil der Schlinge (Schlingenscheitel) bei weiterem Längenwachstum

spiralig auf und tritt durch den Bauchnabel in den Nabelstrang aus. Er wird hier durch dessen dünne Wand sichtbar und bildet einen zeitweilig bestehenden physiologischen Nabel- resp. Nabelschnurbruch (Fig. 120). Durch stärkeres Wachstum rollt sich diese Spirale noch mehr zusammen, findet im Nabelstrang nicht mehr Platz und kehrt wieder in die Bauchhöhle zurück. Während sich dann der Dünndarmschenkel durch zunehmendes Längenwachstum immer mehr mit seinem Mesenterium kräuselt, schiebt sich der Dickdarmschenkel in einem Bogen nach oben und rechts oberflächlich über den Dünndarm weg, bis das Caecum in seine bleibende Lage in der rechten Fossa iliaca liegt (Fig. 232). Eine Zeitlang findet man das Caecum links neben dem Mesenterium nahe der Medianebene.

Im vierten Monate kann man deutlich am Dünndarm die Duodenalschleife und den aus Jejunum und Ileum bestehenden Abschnitt unterscheiden (Fig. 232). Der Dickdarm umfaßt die Dünndärme wie beim Erwachsenen als eine nach unten offene Schleife. Sie beginnt in der rechten Fossa iliaca mit dem bei manchen Tieren sehr umfangreichen Caecum, dessen beim Menschen rudimentär gebliebener Teil der Wurmfortsatz ist. Dann folgen Colon ascendens, die Flexura coli dextra, das Colon transversum, die Flexura coli sinistra, das Colon descendens und sigmoideum, welches in den Mastdarm übergeht. Noch beim neugeborenen Menschen ist der relativ große Wurmfortsatz viel weniger vom Caecum abgegliedert als in späteren Jahren. Das ganze Darmrohr vom Pylorus bis zum Rectum ist noch frei beweglich durch ein gemeinsames Gekröse (Mesenterium commune) an der Wirbelsäule befestigt. (Fig. 232). Nun aber treten beim Menschen im vierten Monate Verwachsungen gewisser Gekrösstrecken mit der Umgebung ein.

1. Die Hinterfläche der Duodenalschleife und ihres Mesoduodenums verwächst mit der hinteren Bauchwand (Fig. 233). Damit ist das ursprünglich frei bewegliche Duodenum und die zwischen den Blättern des Mesoduodenum gelegene Bauchspeicheldrüse an die hintere Bauchwand bis auf das beweglich gebliebene Anfangsstück der Pars horizontalis Duodeni und den Beginn des Pars ascendens sekundär befestigt.

2. Der übrige Dünndarm bleibt an seinem Gekröse frei beweglich. Die Verbindung des Jejunum mit dem Körpernabel durch den Nabelblasenstiel schwindet später.

3. Infolge der Verlagerung des Dickdarmes kreuzt nun das Quercolon die Pars descendens Duodeni und verwächst mit ihr. Ebenso verwächst das Caecum des Colon ascendens und die Flexura coli dextra mit der rechten, die Flexura coli sinistra und das Colon descendens mit der linken hinteren Bauchwand. Frei an eigenen Gekrösen beweglich bleiben nur der Wurmfortsatz an seinem Mesenteriolum, das

Quercolon an seinem Mesocolon transversum und das Colon sigmoideum nebst dem Mastdarm am Mesocolon sigmoideum und das Mesorectum. (Fig. 232).

Bleibt die geschilderte Verwachsung aus, so kann ausnahmsweise ein Mesenterium commune auch noch beim Erwachsenen in wechselnder Ausdehnung bestehen.

Die bei den verschiedenen Wirbeltieren auffallenden Variationen in der Form der Mägen und in Länge, Lage und Anordnung der Ge-

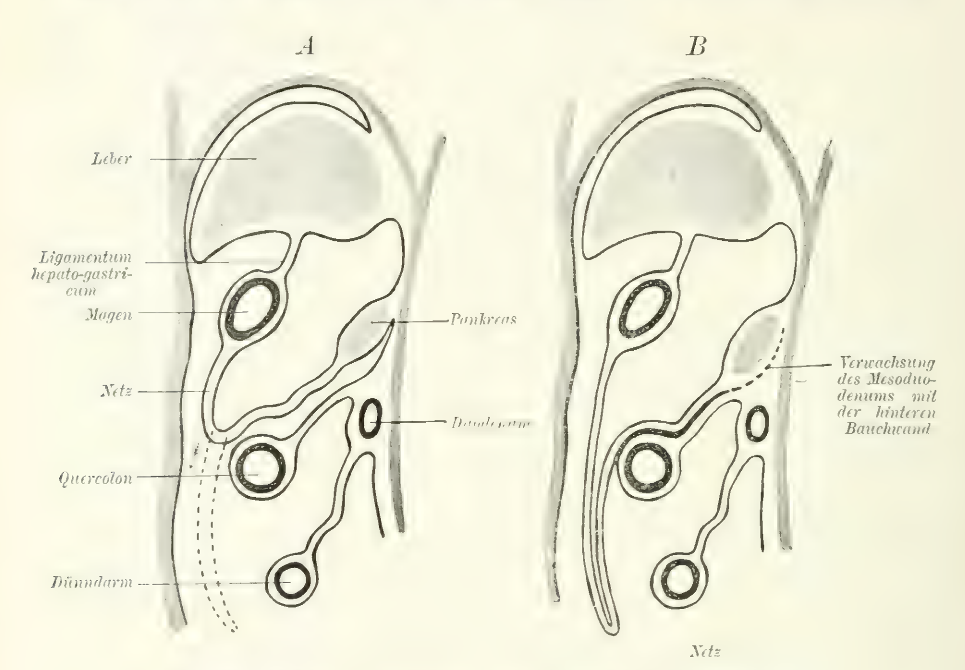


Fig. 233. Schema zur Entwicklung und Umbildung des Netzbeutels.

därme sind das Ergebnis der funktionellen Anpassung des Verdauungsapparates an die Art der Ernährung, sowie der Vererbung dieser Anpassungen und der Ausnutzung des in der Bauchhöhle von anderen Organen übrig gelassenen Platzes durch den wachsenden Darm.

Afterdarm- und Anusbildung siehe bei der Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane.

2. Histologische Entwicklung der Darmwand.

Der Darm besteht im Stadium der Darmrinne aus Enteroderm und einer mesenchymatösen Wand aus visceralem Mesoblast.

Das zuerst flachzellige Enteroderm baut sich nach Schluß der Darmrinne aus Prismenepithel auf. Aus dem Darmepithel entwickelt

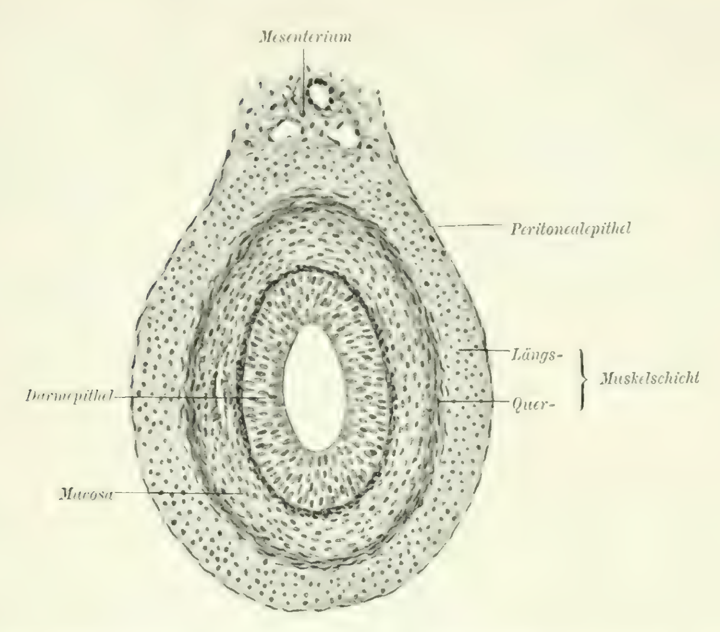


Fig. 234. Querschnitt durch den Dünndarm eines 3,2 cm langen Schweineembryos ohne Zottenbildung. Vergr. ca. 250 : 1.

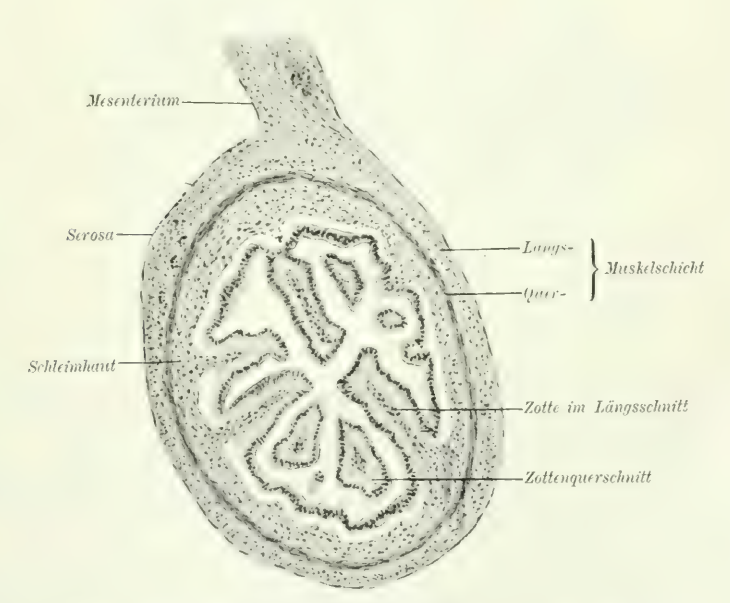


Fig. 235. Querschnitt durch den Dünndarm eines 6,2 cm langen Schweineembryos mit Zotten. Vergr. ca. 70 : 1.

sich auch der ganze Drüsenapparat der Darmwand sowie die Leber und das Pankreas, deren bindegewebiges Stützgerüst und Umhüllung der viscerale Mesoblast der Darmwand liefert. Diese sondert sich in der Folge in Mucosa, Muscularis mucosae, Submucosa, Muscularis und Peritonealüberzug (Fig. 234).

In dem anfänglich sehr kurzen Oesophagus schichtet sich das einfache Epithel und trägt vorübergehend Flimmerhaare. Später wandelt es sich zu geschichteten Pflasterepithel um.

Die histologische Sonderung im Verdauungskanal erfolgt zuerst in der Magenwand, dann im Duodenum und Rectum, langsamer im Jeju-

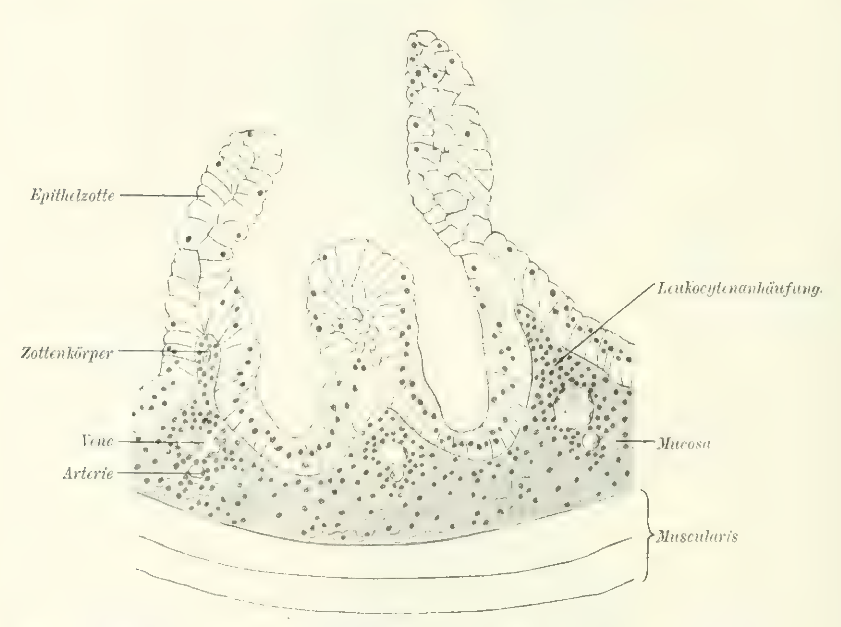


Fig. 236. Querschnitt durch das Colon eines 8 cm langen Meerschweinchenembryos mit Epithelzotten, die später verschwinden. Nach Stöhr. Vergr. ca. 420 : 1.

num und Ileum. Wucherungen des Epithels und Bindegewebes führen im Magen und im ganzen Darmrohr zur Bildung von Epithelzotten (Fig. 236), die aber nur im Dünndarm mit bindegewebiger Achse als Dauerzotten bestehen bleiben. Zwischen den Zottenbasen entstehen Krypten, von deren Grund aus hohle Epithelausstülpungen die Drüsenanlagen bilden.

Bis zu den Zottenspitzen fortschreitende, aber unvollständige Verwachsung veranlaßt die Bildung der Magengrübchen. Die Magendrüsen sprossen als Epithelschläuche bei menschlichen Embryonen in der zehnten Woche in das unterliegende Bindegewebe und münden in die von Prismenepithel bekleideten Grübchen. Die Belegzellen werden erst gegen Ende des vierten Monats deutlich. Beim Erwachsenen

münden weniger Magendrüsen als beim Embryo in je ein Magengrübchen ein. Es müssen also schon angelegte Drüsen wieder schwinden.

Im Dünndarm geht die Verwachsung der Zotten nicht bis zur Zottenspitze. Die Zotten bleiben somit bestehen.

Im Duodenum des Menschen veranlaßt die Wucherung des Darmepithels eine etwa am 45. Tage eintretende Verklebung, die erst am 60. Tage wieder schwindet.

Das Ausbleiben dieser Lösung kann zu Darmstenosen oder Obliterationen oder auch zur Bildung einer doppelten Darmlichtung führen. Die Brunnerschen Drüsen entstehen am Ende des vierten Monats aus verästelten Epithelsprossen.

Die glatte Fläche der Dickdarmschleimhaut ist das Ergebnis einer totalen Verwachsung der primitiven Zotten bis zur Spitze.

Die Schleimzellen des Darmes entstehen durch Umwandlung des Darmepithels.

Von der Muscularis tritt zuerst die Ring-, dann die Längsmuskulatur auf; zuletzt sondert sich die Muscularis mucosae.

Die solitären und agminierten Lymphknötchen (Peyersche Haufen) des Darmes werden beim Menschen im fünften Monate als schärfer begrenzte Leukocytenansammlungen im Bindegewebe der überhaupt an Leukocyten reichen Schleimhaut deutlich. Ihre Kuppe ist stets scharf von dem deckenden Darmepithel geschieden.

Die Entwicklung der Rachen- und Gaumentonsillen geschieht im wesentlichen in gleicher Weise. Die Gaumentonsille entsteht durch Epitheleinsenkungen in einer zwischen dem zweiten und dritten Schlundbogen gelegenen Bucht. Durch Abstoßung der oberflächlichen verhornten Schicht werden die Sprossen zu hohlen Schläuchen und Taschen. Unter diesen sammeln sich aus den Blutgefäßen stammende Leukocyten und durchwandern sehr bald die Epitheldecke. Erst beim drei Monate alten Kinde finden sich wirkliche Lymphknötchen mit Keimzentren und Rindenschicht.

Der Meinung mancher Autoren, nach welcher die Leukocyten der lymphoiden Organe des Darmes aus dem Darmepithel herstammen sollen, kann ich nicht beipflichten.

3. Entwicklung der Anhangsorgane des Darmkanals.

Organe der Mundhöhle: Zunge, Speicheldrüsen, Zähne.

Die Zunge entsteht sehr früh (beim Menschen schon im Verlaufe der dritten Woche) aus einer vorderen bilateral symmetrischen Anlage, zwischen dem Unterkiefer und Zungenbeinbogen in Gestalt eines anscheinend unpaaren Höckers, der rasch auswachsend die Zungenspitze bildet. Ein zweiter hinterer dorsal von der Verschlußstelle der distalen Enden des zweiten und dritten Visceralbogens gelegener,

deutlich paariger Teil wird zum Zungengrund (Fig. 237). Anfänglich sind beide Teile durch eine deutliche v-förmige nach vorne offene Furche mehr oder weniger voneinander abgegrenzt. An dem Furchenscheitel befindet sich das noch nach der Verwachsung der beiden Teile der Zungenanlage deutliche Foramen caecum. Der Körper und die Spitze übertreffen den Zungengrund bald beträchtlich an Größe (Fig. 237).

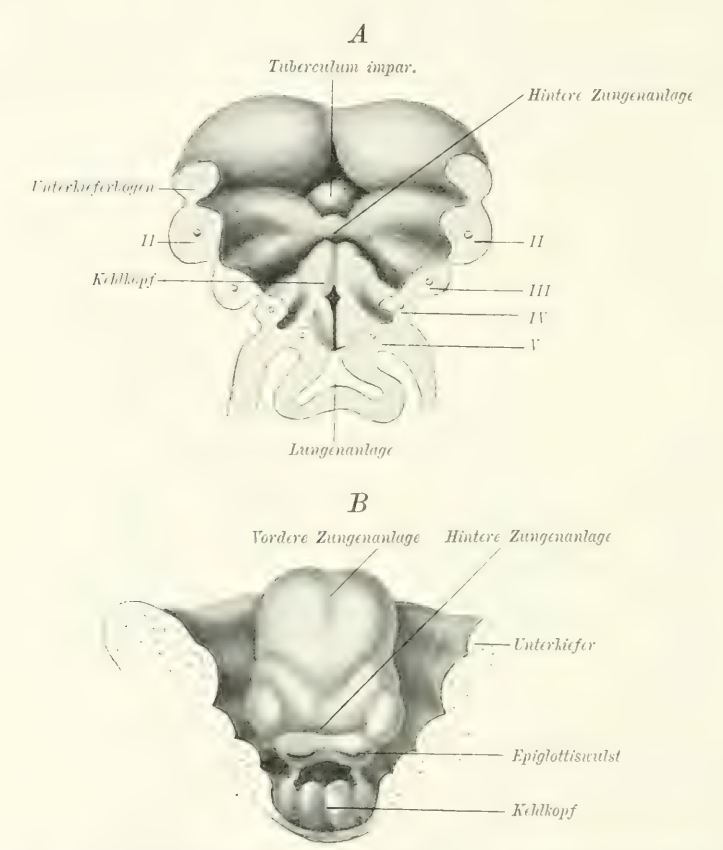


Fig. 237 *A* u. *B*. *A* Boden des Mundrachenraumes eines 3 Wochen alten menschl. Embryos nach His. *B* Zunge eines menschl. Embryos von 2 mm Nackenlänge nach His.

Eine namentlich an der Unterfläche der Zunge des Neugeborenen deutliche gezackte Schleimhautfalte, die Plica fimbriata, begrenzt ein Gebiet, welches bei den Säugetieren als „Unterzunge" als das Rudiment einer nicht muskulösen Zungenbildung gedeutet wird, auf dem sich dann allmählich die Muskelzunge entwickelt hat.

Die Zungenpapillen sind gleichwertig mit Cutispapillen und entstehen beim Menschen zu Anfang des dritten Fetalmonats.

Die Schleimdrüsen des Zungengrundes legen sich bei achtmonatlichen menschlichen Embryonen an. Dadurch, daß sich aus den Blutgefäßen ausgewanderte Leukocyten um die Drüsenausführungsgänge

anhäufen und das ursprünglich fibrilläre Gewebe in retikuläres Bindegewebe umwandeln, entstehen die „Zungenbälge" der Tonsilla lingualis.

Das Einwachsen der Zungenmuskeln in die Zungenanlage ist nicht genügend untersucht.

Unter beträchtlicher Vergrößerung schiebt sich die Zunge des Fetus aus der Mundhöhle heraus und wird erst später wieder in derselben geborgen. Ihre nachträgliche bei den verschiedenen Tieren wechselnde Dicke wird nicht unwesentlich durch die Länge der Zähne beeinflußt (flache Zungen der Raubtiere, dicke der Huftiere).

Von den Drüsen der Mundhöhle legen sich die Speicheldrüsen nach Art der alveolären Drüsen, und zwar zuerst die Submaxillaris

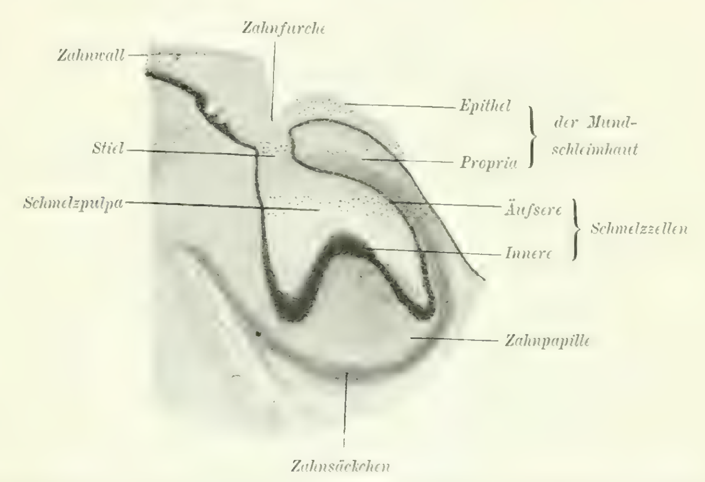


Fig. 238. Querschnitt durch den Unterkiefer eines Rindsembryos mit Zahnanlage. Vergr. ca. 25 : 1.

(bei sechs Wochen alten menschlichen Embryonen), dann die Parotis und zuletzt die Sublingualis an. Submaxillaris und Sublingualis entstehen in der achten Embryonalwoche in Gestalt einer mit dem Mundhöhlenepithel zusammenhängenden Leiste, deren auswachsende Sprossen nachträglich eine Lichtung bekommen. Die Drüsen der Zunge, der Backen und Lippen sowie des Gaumens werden viel später als die Speicheldrüsen angelegt.

Die erste Anlage der Zähne beginnt sehr früh (bei Schweins- und Schafembryonen von ca. 3 cm Länge, beim Menschen Ende des zweiten Fetalmonats). Eine Wucherung des die Kieferränder bedeckenden Epithels, dessen Basalzellenschicht sich in Gestalt einer kontinuierlichen bogenförmigen platten Leiste in das Bindegewebe der Schleimhaut einsenkt, bildet die Schmelz- oder Zahnleiste (siehe Fig. 115). Über derselben verdickt sich das Epithel auf den Kieferrändern zum Zahnwalle. Auf diesem fällt noch vorübergehend eine

rinnenförmige, der Einsenkungsstelle der Schmelzleiste entsprechende Furche, die Zahnfurche, auf (Fig. 238). Der freie Rand derselben ist wulstig verdickt und wird bald durch eine der Zahl der Milchzähne entsprechende, im Bindegewebe der Schleimhaut entstehende Menge von Papillen, die Zahnpapillen, glockenförmig von unten her eingestülpt. Die interpapillaren Strecken des Schmelzkeimes schwinden, und so zerfällt die Schmelzleiste in die Schmelzorgane der einzelnen Milchzähne. Der Zusammenhang der Schmelzorgane mit der Basalzellenschicht des Kieferepithels erscheint auf Querschnitten eingeschnürt und wird als „Stiel" bezeichnet. An jedem Schmelzorgan kann man jetzt die äußere, zum Teil der Papille aufsitzende, aus Zylinderzellen bestehende Schicht der inneren Schmelzzellen und die den übrigen

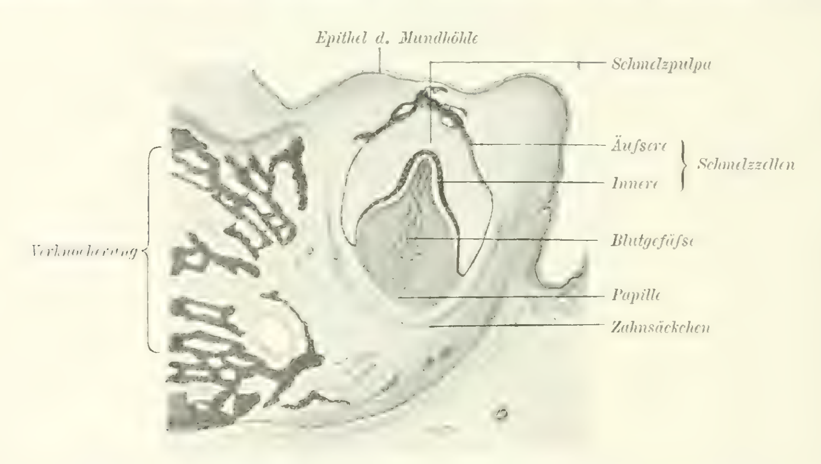


Fig. 239. Längsschnitt durch die Zahnanlage im Unterkiefer eines 5 monatl. menschlichen Embryos. Vergr. ca. 25 : 1.

peripheren Teil des Schmelzkeimes, welcher in den Stiel übergeht, aufbauenden äußeren Schmelzzellen unterscheiden. Der Umschlagsrand der äußeren in die inneren Schmelzzellen wächst bis zum unteren Ende der Zahnanlage in die Tiefe und bildet so gleichsam die Form, in welcher sich die spätere Schmelzkappe entwickelt. Die zwischen diesen beiden Zellenschichten befindlichen, anfänglich platten und polygonalen Epithelzellen werden sternförmig und bilden, während Flüssigkeit zwischen ihnen auftritt, die gallertige Schmelzpulpa.

Inzwischen hat sich das jede Zahnanlage umgebende Bindegewebe zu einem Säckchen, dem Zahnsäckchen verdichtet (Fig. 238 u. 239). Es schnürt das Schmelzorgan vom Stiele ab und sondert sich in eine innere lockere und äußere dichtere Lage. Papille und Säckchen werden bald von Blutgefäßen durchzogen.

Zuerst wird die Zahnkrone in der Weise gebildet, daß die inneren Schmelzzellen auf der Papille im Bereiche der späteren Krone

sehr stark in die Länge wachsen. Jede Schmelzzelle produziert nun mit ihrer Basalseite eine verkalkende Masse, das spätere Schmelzprisma (Fig. 241). Unter sich sind die Schmelzprismen durch Kittsubstanz verbunden, auf deren Kosten sie allmählich an Dicke zunehmen. Der Schmelz ist somit als eine Basalabscheidung der inneren Schmelzzellen eine epitheliale Bildung. Die inneren Schmelzzellen im Bereiche der Zahnwurzel bilden keinen

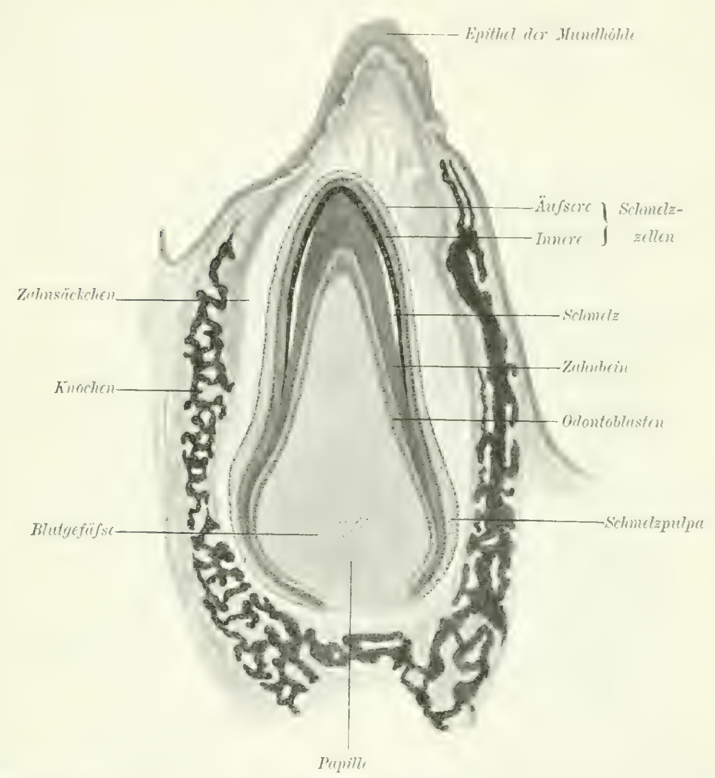


Fig. 240. Längsschnitt durch eine Zahnanlage im Unterkiefer eines neugeb. Hundes. Vergr. ca. 25:1.

Schmelz. Sie legen sich, da dort die Schmelzpulpa fehlt, abgeflacht dicht an die äußeren Schmelzzellen an und bilden mit ihnen die Epithelscheide der Zahnwurzel. Die äußeren Schmelzzellen platten sich ab, verhornen und liefern das Schmelzoberhäutchen oder die Epidermicula des Zahnes. Gleichzeitig geht die Schmelzpulpa allmählich zugrunde (Fig. 240).

Unter der so entstandenen, einen Teil der Zahnkrone bildenden Schmelzkappe entsteht das Zahnbein von der Papille her (Fig. 241). Ihre oberflächlichen unter dem Schmelze gelegenen Zellen bilden sich zu den länglichen geschwänzten Odontoblasten um. Das Zahnbein

besteht anfänglich aus den Ausläufern der Odontoblasten und der Ausscheidungen, nimmt rasch an Masse zu und verkalkt. Dabei werden die Ausläufer der Odontoblasten als die Zahnfasern in den Dentinkanälchen eingeschlossen. Gleichzeitig dringt das Bindegewebe vom Zahnsäckchen aus in die Epithelscheide ein, und diese schwindet von der unteren Schmelzgrenze an nach der Tiefe zu.

Die Substantia osteoides oder Wurzelrinde des Zahnes wird erst nach der Geburt von der inneren Schicht des Zahnsäckchens auf dem Dentin abgelagert. Die äußere Schicht des Zahnsäckchens wird zum Periost der inzwischen durch die Verknöcherung der Kiefer gebildeten Alveolen.

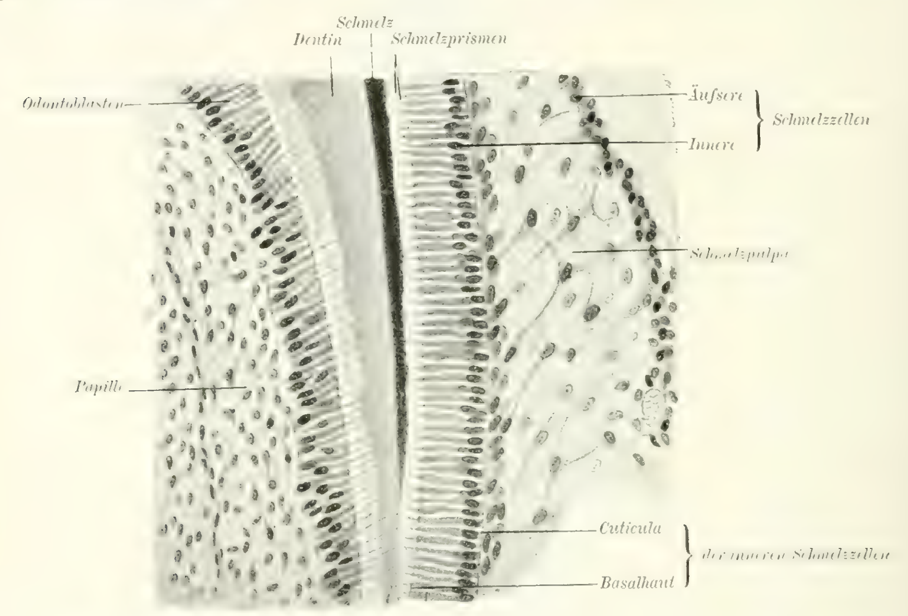


Fig. 241. Schnitt durch den Zahnrand eines neugeborenen Hundes. Vergr. ca. 300 : 1.

Das Dentin ist somit modifizierter Knochen, die Wurzelrindensubstanz ossifiziertes Bindegewebe.

Als Cuticula dentis wird fälschlich eine Bildung beschrieben, die in Wahrheit nur mit einer Basalhaut der Schmelzzellen verglichen werden darf, denn sie liegt nicht auf deren freien, sondern auf deren Basalenden. Sie entsteht erst nach der Geburt. Die Cuticula dagegen liegt auf den peripheren Zellenden (vergl. Fig. 238 u. 241).

Diese für schmelzkappige, auf einfachen Papillen sitzenden Zähne gültige Entwicklungsart modifiziert sich etwas für die auf geteilten Papillen entstehenden schmelzhöckerigen Zähne (Molaren). Bei diesen bilden sich auf jedem Papillenhöcker Schmelz- und Dentinscherbchen, die erst durch nachträgliche Confluenz die Krone

liefern. An deren Bildung schließt sich dann die Anlage der mehrfachen Zahnwurzeln in derselben Weise wie bei den einwurzeligen Zähnen an.

Schon in der 17. Fetalwoche, noch ehe die Anlage der Milchzähne beim Menschen beendet und dieselben durch das Zahnsäckchen von den Stielen der Schmelzorgane abgeschnürt sind, entsteht von diesen Stielen aus zungenwärts von der Anlage des Milchzahns ein Epithelsproß, der sekundäre Schmelzkeim oder die Anlage des Ersatzzahnes. Seine Bildung vollzieht sich im wesentlichen in derselben Weise wie die des Milchzahnes, nur viel langsamer.

Die Anlagen der Molarzähne, welche bekanntlich nicht gewechselt werden, entstehen aus den nach hinten verlängerten Enden der Zahnleiste. In der 17. Woche legt sich der erste, im sechsten Monat nach der Geburt der zweite Molarzahn an. Der dritte Molar (Weisheitszahn) entsteht aus dem verdickten Ende der Zahnleiste gewöhnlich erst im fünften Lebensjahre, ohne sich in allen Fällen vollkommen zu entwickeln und die Schleimhaut zu durchbrechen. Hinter ihm findet sich mitunter noch ein abortiver, bald wieder sich zurückbildender Zahnkeim für einen nur ausnahmsweise auftretenden vierten Backzahn. Er wird als Beweis dafür betrachtet, daß der Mensch früher vier Backzähne besessen hat, wie sie bei niederstehenden Rassen noch heute mitunter beobachtet werden.

Die Verknöcherung der zweiten Zahnserie beginnt kurz vor der Geburt. Meist im siebenten Lebensjahre setzt dann der Zahnwechsel dadurch ein, daß die Wurzeln der Milchzähne durch Odontoblasten zerstört werden. Dadurch lockern sich die Zahnkronen und werden schließlich durch die an Größe zunehmenden Ersatzzähne zum Ausfallen gebracht.

Über die Reihenfolge des Durchbruchs der Ersatzzähne sind die anatomischen Lehrbücher einzusehen.

Nach der Wurzelbildung bleibt der Wurzelkanal entweder dauernd weit und erlaubt dadurch eine kontinuierliche ausgiebige Ernährung des Zahnes, wie bei den immerwachsenden Zähnen mit offener Wurzel (Schneidezähne der Nager, Hauer des Schweines etc.), oder der Wurzelkanal verengt sich nach vollendeter Ausbildung des Zahnes mehr und mehr, schnürt die Papille stielartig ein und behindert dadurch allmählich die Ernährung des Zahnes, der nun nicht mehr wächst, sondern langsam parallel der Abnützung seiner Krone aus der Alveole emporgeschoben wird (Zähne mit geschlossener Wurzel, z. B. Mensch).

Die Zähne sind laut Zeugnis der vergleichenden Entwicklungsgeschichte und Anatomie ableitbar von papillaren Verknöcherungen der äußeren Haut, den Hautzähnchen oder Placoidschuppen der Haie. Auf einer Hautpapille wird bei den Haien ein Schmelzüberzug gebildet, der aber von der Epidermis noch bedeckt bleibt. Von der bindegewebigen Papille aus entsteht Dentin, und an der Papillenbasis bildet sich eine kleine Knochenplatte, die Basal-

platte, auf welcher der Zahn aufsitzt. Damit sind die drei wesentlichen Substanzen des Zahnes gegeben, an deren Bildung sich somit auch hier schon neben dem Epithel das Bindegewebe beteiligt (Fig. 242).

Da die Mundhöhlenschleimhaut aus einer Cutiseinstülpung entsteht, darf es nicht auffallen, daß sie dieselben Gebilde produziert wie jene, und daß ursprünglich die ganze Innenfläche der Mundhöhle (viele Fische) Zähne trägt, welche ebenso wie die der Haut wohl papillaren Bildungen aufsitzen, aber noch nicht in Kieferknochen eingekeilt sind wie die Zähne der höheren Wirbeltiere. Bei diesen reduziert sich

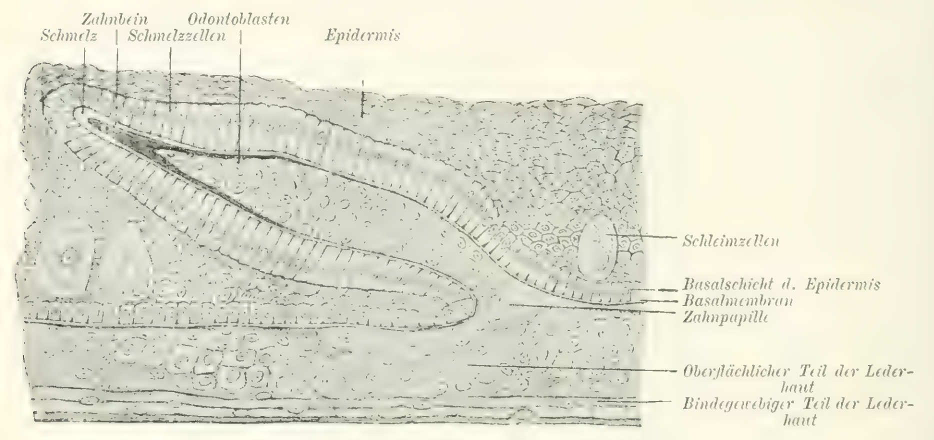


Fig. 242. Hautzahnanlage nach O. Hertwig.

die Zahl der Zähne beträchtlich. Die Basalplatten werden am Kopfe immer regelmäßiger, verlieren größtenteils ihre Zähne bis auf die der eigentlichen Kieferknochen und werden so Veranlassung zur Bildung der Haut- oder Belegknochen des Schädels. Die auf den Kieferbogen sich anlegenden Zähne senken sich in deren Bindegewebe ein und werden bei der Verknöcherung des Kiefers in Alveolen befestigt. Durch diese Gomphose wird die Befestigung der Zähne in hohem Grade erhöht.

Abnorme Richtung und Verwerfungen von Zahnkeimen und damit der Durchbruch von Zähnen an abnormen Standorten sind nicht selten (z. B. Nasenhöhle, harter Gaumen).

Anhangsorgane des Vorderdarmes.

Die Thymusdrüse, die Schilddrüse, Kehlkopf, Luftröhre und Lunge.

Die Thymusdrüse legt sich bei den Säugetieren und bei dem Menschen als beiderseitiger blindsackartiger Auswuchs aus dem ventralen Teile der dritten, vierten, vielleicht auch noch teilweise der zweiten Schlundtasche an und wuchert bis zum Herzen in die Brust-

höhle hinunter. Später schnürt sich die Thymus vollkommen von den Schlundfurchen ab. Die schlauchförmige Thymusanlage besitzt eine sehr enge Höhle und eine dicke, mehrfach geschichtete epitheliale Wand. Sie treibt an ihrem unteren Ende nach Art einer traubenförmigen Drüse rundliche solide Sprossen (Fig. 243).

Die Anlage der Thymus ist also eine rein epitheliale. Durch weitere Sprossenbildung erhält das ganze Organ beim Menschen im zweiten und dritten Fetalmonat lappigen Bau. Nun wachsen auch Blutgefäße und Bindegewebe in dasselbe ein. Die ursprüngliche Mündungsstelle der zentralen Höhle wird zurückgebildet. Die beiden Hälften verschmelzen durch Vergrößerung nach der Geburt in der

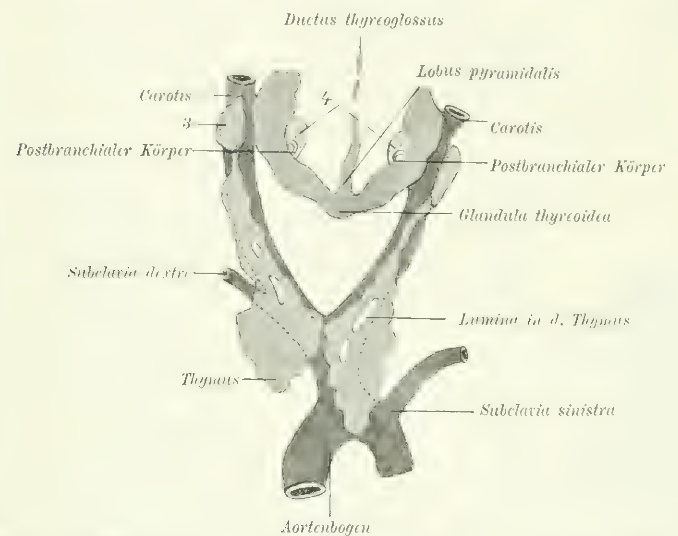


Fig. 243. Schlundtaschenderivate eines Kaninchenembryos von 16 mm Länge nach Verdun. Etwas abgeändert. *3* und *4* = Epithelkörperchen.

Medianlinie (Fig. 244), und die aus einem rechten und linken Lappen bestehende Thymus liegt nun zwischen dem Brustbein, dem Herzbeutel und den großen Gefäßen und reicht mit ihren oberen Enden bis zur Schilddrüse. Dieser Ausbildung entsprechen Veränderungen in dem histologischen Aufbau des Organes. Seine anfangs dicht gelagerten Epithelzellen lockern sich und zeigen, während Blutgefäße auftreten, sich ähnlich der Schmelzpulpa durch Ausläufer verbunden. Gleichzeitig setzt sich die Thymus scharf durch eine bindegewebige Grenzlage gegen die Umgebung ab. Durch wiederholte Teilungen werden ihre Epithelzellen immer kleiner und scheinbar leukocytenähnlich. Die Drüsenmasse scheidet sich in die dunklere Rinde und das hellere Mark, dessen zentrale Zellen größer werden und größere Kerne und mehr Plasma als die kleinen Rindenzellen besitzen. Erst im vierten Monate treten beim Menschen Zerfallerscheinungen auf. In den Markzellen

entstehen die aus flachen Epithelien konzentrisch geschichteten unter dem Namen Hassalsche Körperchen bekannten verhornenden Epithelklümpchen. Auch an ihnen bemerkt man bald Zerfallerscheinungen.

Erst mit dem Auftreten dieser Zerfallerscheinungen treten auch Leukocyten aus den Blutgefäßen zur Resorption der zerfallenden Massen im Marke auf. Die Thymuszellen selbst produzieren jedoch keine Leukocyten. Nach den ersten Lebensjahren zerfällt das Organ in getrennte von Fett umhülste Abschnitte von verschiedener Größe, die sich bis in das höchste Greisenalter erhalten können.



Fig. 244. Thymusdrüse eines Kaninchenembryos v. 16 Tagen, vergrößert. Nach Kölliker. *a* = Thymuskanal, *b* = oberes, *c* = unteres Ende des Organes.

Der vielfach beliebte Vergleich der Thymus mit einer Lymphdrüse ist, abgesehen von der gegebenen Schilderung, schon wegen des Fehlens der „Keimzentren“ und des Mangels an echtem retikulären Gewebe, unstatthaft.

Die Schilddrüse (Glandula thyreoidea) entsteht bei allen Wirbeltieren und beim Menschen als unpaare mediane Ausstülpung der ventralen Schlundwand zwischen den beiden zweiten Schlundbogen, schnürt sich von ihrem Mutterboden ab und bildet entweder wie bei den Ichthyopsiden einen soliden Epithelkörper oder wie bei den Vögeln, den Säugern und dem Menschen eine Epithelblase. Diese wird dann zu einem soliden Körper mit zwei Seitenlappen und einem Mittellappen (siehe Fig. 243), der bald von Gefäßen durchsetzt wird. In der Folge bleiben die stark heranwachsenden Seitenlappen entweder durch einen Isthmus von wechselnder Breite verbunden oder bestehen nach dessen Schwund als getrennte Gebilde.

Das Foramen caecum am Zungengrunde markiert zeitlebens die einstige Mündung des Ausführungsganges der Schilddrüse des Ductus thyreoglossus, der sich in der Regel mit dem Mittellappen des Organes bald zurückbildet (Fig. 300).

So erklärt sich der Mangel eines Ausführungsganges an der fertigen Schilddrüse.

Ausnahmsweise aber bleibt der Mittellappen in größerer oder geringerer Ausdehnung zeitlebens als Lobus pyramidalis bestehen, dessen oberes bindegewebiges Ende sich unter dem Zungenbein verliert. In anderen Fällen erhalten sich nur Teile des Lobus pyramidalis als isolierte Nebenschilddrüsen von wechselnder Größe. Auch im Zungengrunde können kleine Epithelreste des Ductus thyreoglossus sich erhalten und möglicherweise später Cystenbildungen veranlassen.

Die epithelialen Teile des Organes wachsen zu zahlreichen sich miteinander verbindenden Strängen mit enger Lichtung und einem Belage von Zylinderzellen aus. Sie treiben blasige Erweiterungen mit engen Stielen, die sich abschnüren und zu den durch gefäßreiches Bindegewebe zusammengehaltenen Drüsenfollikeln werden. Diese erweitern sich unter Abscheidung von kolloiden Massen nach der Geburt mehr oder weniger.

Als postbranchiale oder besser ultimobranchiale Körperchen (Fig. 243) bezeichnet man kleine bei vielen Wirbeltieren und auch beim Menschen bekannte Epithelabschnürungen hinter den letzten rudimentären Schlundtaschen. Sie lösen sich von ihrem Mutterboden ab und lagern sich der Schilddrüse an, dürfen aber nach der Meinung mancher Autoren, da sie kein Schilddrüsengewebe liefern und sich in der Regel bald zurückbilden, nicht mit Nebenschilddrüsen verwechselt werden. Nach einer anderen Anschauung entstammen sie einer fünften rudimentären Schlundtasche und liefern die seitlichen Anlagen der Schilddrüse.

Als Epithelkörperchen werden kleine aus Epithel und Bindegewebe bestehende Gebilde beschrieben, deren Auftreten an den Verschluß wirklicher Kiemenspalten geknüpft ist, die also den Fischen fehlen und von den Amphibien an bis zum Menschen gefunden werden. Sie bilden sich dorsal von der Thymusanlage aus der dritten und vierten Visceraltasche (Fig. 243 3 u. 4), haben aber mit der Bildung der Thymus, mit welcher sie nach Abschnürung von ihrer Bildungsstelle verbunden bleiben können, nichts zu tun.

Auch das als Carotidendrüse beschriebene Gebilde findet sich von den Amphibien an aufwärts als ein an der Teilungsstelle der Carotis communis gelegenes kleines rötliches Körperchen. Es wird entweder nur als Wucherung der Gefäßwand oder als Rest einer Schlundtasche betrachtet, der mit der zur Carotis werdenden Wand des dritten Aortenbogens in Verbindung tritt. Bedeutung unklar.

Entwicklung des Kehlkopfs, der Luftröhre und der Lungen.

Die erste Spur des Kehlkopfes erscheint bei menschlichen Embryonen von etwa 20 Tagen in Gestalt zweier symmetrischer halbkugeliger Wülste an der ventralen Wand des Vorderdarmes zwischen der vierten Visceraltasche und dem Beginne der Magenanlage. Diese Wülste bilden als rudimentäre fünfte Schlundbogen die Anlage des Kehlkopfeinganges, aus welchem später die Stellknorpel hervorgehen. Ein weiterer vor dem vorderen Ende der Kehlkopfanlage auftretender Wulst enthält die noch nicht getrennte Anlage der Epiglottis und des Zungengrundes. Von dem unteren Rande der Stellknorpelwülste springt dann beiderseits eine Längsleiste in die Lichtung des Vorderdarmes vor und trennt nach Verwachsung ihrer freien Kanten die ventrale Anlage der Luftröhre von der dorsalen Speiseröhre (Fig. 230).

Diese Verwachsung schreitet nach oben bis zu den Stellknorpelwülsten fort und ist am Schlusse des ersten Monats beendet. Die übrigbleibende Kommunikation zwischen Respirations- und Darmrohr wird zum Kehlkopfeingang (Fig. 237 *B*).

Inzwischen wachsen die Arytenoidwülste bis zur Höhe der dritten Visceraltasche empor, und in dem freien Wulstrande werden zwei kleine

durch eine seichte Furche voneinander getrennte Erhabenheiten bemerkbar, das spätere Tuberculum cuneiforme und das Tuberculum corniculatum. In deren Bindegewebe entstehen später die gleichnamigen Knorpelchen. Die Epiglottisanlage erscheint in Form eines Wulstes (Fig. 245).

Das ursprünglich unpaare untere Ende der Anlage des Respirationstractus treibt nun am 28.—29. Tage zwei bilateral symmetrische divergierende epitheliale Hohlknospen mit keulenförmig verdickten Enden: die Anlagen der Hauptbronchien und Lungen (Fig. 248). Der rechte Sproß ist länger als der linke und im Vergleiche zu dem linken

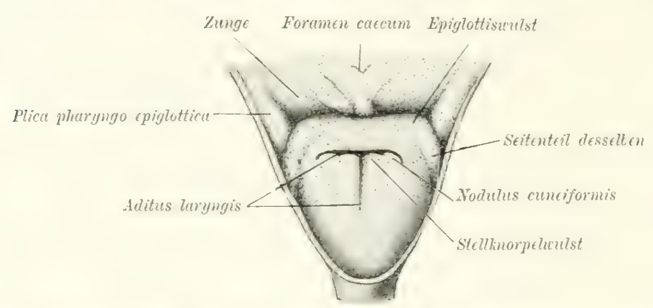


Fig. 245. Kehlkopfanlage eines menschl. Embryos von 40—42 Tagen nach Kallius. Vergr. ca. 15 : 1.

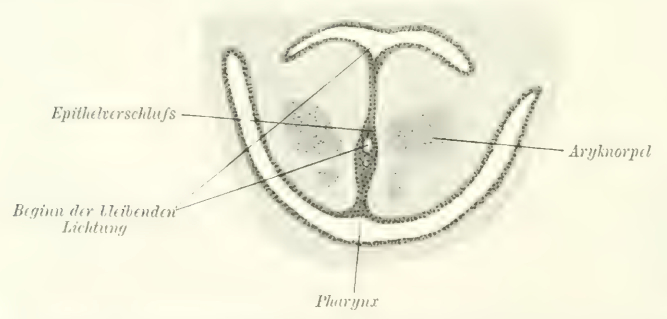


Fig. 246. Querschnitt durch den Kehlkopf eines menschlichen Embryos von 40—42 Tagen nach Kallius. Vergr. ca. 30 : 1.

horizontalen mehr nach abwärts geneigt (Fig. 248). Die Epithelsprossen sind von dickem Mesoblastgewebe umhüllt.

Nun streckt sich die Trachealanlage in die Länge. Ende des ersten Fetalmonats ist die aus den Arytenoidwülsten mit dem Tuberculum cornic. und cuneif. sowie aus dem Epiglottiswulst bestehende Kehlkopfanlage unverhältnismäßig groß. Das Kehlkopflumen ist aber bis auf eine kleine röhrenförmige Kommunikation zwischen Kehlkopf und Trachealanlage durch die an Dicke zunehmenden Wände geschlossen (Fig. 246). Der ursprünglich dreiseitige Kehlkopfeingang wird ankerförmig. Stärkeres Hervorwachsen der Epiglottis führt zur Bildung

der Plicae ary-epiglotticae. Unter Lösung der vorübergehenden Epithelverklebung des Kehlkopfraumes in der 10.—11. Woche erhält der Larynx seine bleibende Form. Gleichzeitig erscheinen die Stimmbänder. Der Ventriculus laryngis entsteht in der achten Woche als kurzer Blindsack, und mit seiner vollkommenen Ausbildung wird auch die Plica ventricularis und vocalis deutlich.

Das Mittelstück der Epiglottisanlage liefert den Kehldeckel, deren Seitenteile werden zu den Plicae ary-epiglotticae.

Von dem Knorpelskelet des Kehlkopfes erscheint zuerst die Cartilago cricoidea vor Ende der vierten Woche. Sie darf als modifizierter oberster Trachealring betrachtet werden.

Die Entwicklung der Cartilago thyreoidea folgt der Entwicklung des Zungenbeines.

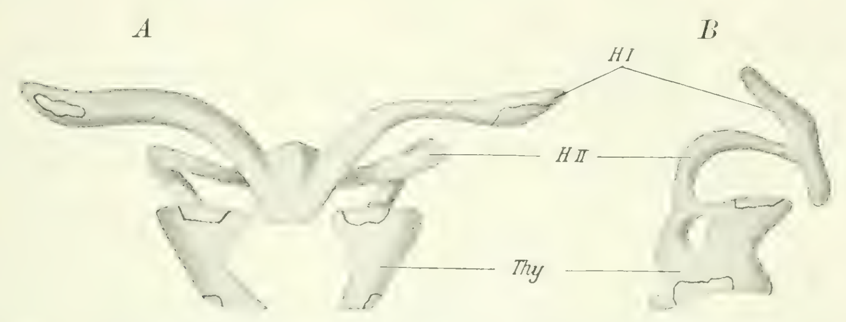


Fig. 247. *A* Vorder- und *B* Seitenansicht des Zungenbeines und der Kehlkopfknorpel eines menschl. Embryos von 39—40 Tagen nach Kallius. Vergr. ca. 60:1. *H I* = kleines Zungenbeinhorn, *H II* = großes Zungenbeinhorn, *Thy* = Cartilago thyreoidea bei *B* mit dem Loche.

Am 39. Tage des Fetallebens sind die kleinen Zungenbeinhörner bedeutend größer als die großen (Fig. 247). Diese biegen mit ihren Dorsalenden bogenförmig nach unten um und gehen in die Anlage des oberen Hornes des Schildknorpels und in die paarige Anlage der Schildplatten über. Ihre Verknorpelungskerne breiten sich vom oberen Rande der Plattenanlage aus. Ein jederseits an der dorsalen Seite der Schildknorpelplatte — auch mitunter am Erwachsenen erhaltenes — Loch deutet auf die Herkunft des Schildknorpels aus dem vierten und fünften Visceralbogenpaare. Erst in der 10.—13. Woche fließen die Schildknorpelanlagen unter Beteiligung eines unpaaren medianen Knorpelkernes in der Mittellinie zusammen.

Gleichzeitig trennt sich das obere Schildknorpelhorn von dem großen Zungenbeinhorn. Der Rest der Verbindung besteht als Ligamentum hyothyreoideum laterale und enthält das knorpelige Corpusculum triticeum. Die Incisura thyreoidea entsteht erst nach der Vereinigung beider Schildknorpelanlagen durch Knorpelzubildung am

oberen Rande. Cornu inf. und Linea obliqua bilden sich in der 14.—16. Woche gleichzeitig mit der Articulatio cricothyreoidea aus.

Die Aryknorpel entstehen in der siebenten Woche als scharfbegrenzte Knorpelkerne. Die Spitze des Processus vocalis bleibt bis zur 16. Woche bindegewebig. Erst in der 20. Woche tritt die Cartilago epiglottica nach Anlage der Epiglottisdrüsen und nur im Mittelteil der Epiglottisanlage auf. Die Cart. cuneiformes hängen bei Tieren, aber nicht beim Menschen mit dem Epiglottisknorpel zusammen und entstehen in der 29. Woche.

Die Kehlkopfmuskeln legen sich schon gegen Ende der vierten Woche an, aber erst beim neunwöchentlichen Embryo werden die Muskelfasern und ihre Scheidungen in einzelne Muskeln deutlich.

Die Kehlkopfschleimhaut besteht noch in der 14. Woche aus einer Epithel- und einer Bindegewebslage, in welcher in der 16. Woche die Drüsenanlagen als fadenartige und keulenförmig verdickte Sprossen auftreten.

Der Kehlkopfeingang des menschlichen Embryos und Neugeborenen steht viel höher als der des Erwachsenen. Die Epiglottis steht im fünften Fetalmonat noch hinter dem Gaumensegel, und der Kehlkopf ragt wie bei den Säugetieren in das Cavum pharyngonasale herein. Erst nach der Geburt rückt der Kehlkopf in seine bleibende Lage herunter.

Die Luftröhre

entsteht als epitheliales, von zellenreichem Mesoblast umhülltes Rohr, in welchem bei Beginn der sechsten Woche die ersten Spuren der Knorpelringe vom Kehlkopf lungenwärts fortschreitend erkennbar werden. Ihre Verknorpelung beginnt um die achte Woche. Schon vor der Verknorpelung finden sich in der Paries membranacea, der unverknorpelt gebliebenen Trachealwand, glatte Muskelfasern. Erst um die 16. Woche entstehen die Schleimdrüsen als zapfenartige Wucherungen aus der Basalschicht des geschichteten Epithels. Gleichzeitig mit dem Auftreten der Drüsen entstehen auch die elastischen Faserbündel.

Die Lungen

entwickeln sich bei allen Amnioten aus den blinden aufgetriebenen Enden der Bronchialäste (Fig. 230) nach Art einer alveolären Drüse. Dabei kommt es zur Sonderung eines luftleitenden und eines respirierenden Teiles, ähnlich wie bei den Drüsen ein ausführender und ein sekretorischer Teil zu unterscheiden ist. An der gleichen Stelle des Vorderdarmes durch ventrale Ausstülpung entstanden müssen auch die Schwimmblase der Fische und die Lunge als homologe Organe betrachtet werden.

Die schon bei menschlichen Embryonen von etwa 3 mm deutlichen Lungenknospen verlängern sich und verdicken sich an ihrem blinden

Ende. Die rechte Lungenanlage bildet dann drei, die linke zwei kleine einfache Ausbuchtungen, die Anlagen der Stamm-Bronchien, und Hauptlappen der Lunge.

Zuerst entstehen die ventrolateralen, dann erscheint der rechte apicale Bronchus; zuletzt treten die dorsolateralen Bronchien auf. Die Bronchialverzweigung geschieht nach dichotomischem Typus. Mit den beiden linken und den drei rechten Lungenknospen ist die Grundlage für die bleibende Lungengliederung des Menschen gegeben.

Der epartielle Bronchus ist ein abgelöster nach oben verschobener dorsaler Zweig des rechten ersten ventrolateralen Seitenbronchus, der links auf dem

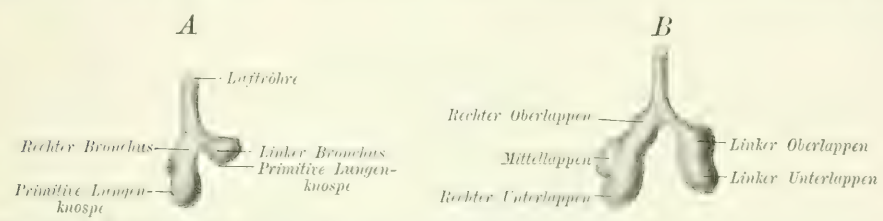


Fig. 248. *A* Modell der Lungenanlage von einem 8 mm langen menschlichen Embryo. *B* Modell der Lungenanlage von einem 18 mm langen menschlichen Embryo. Nach Blisnianskaja. Vergr. ca. 25 : 1. Ventralansicht.

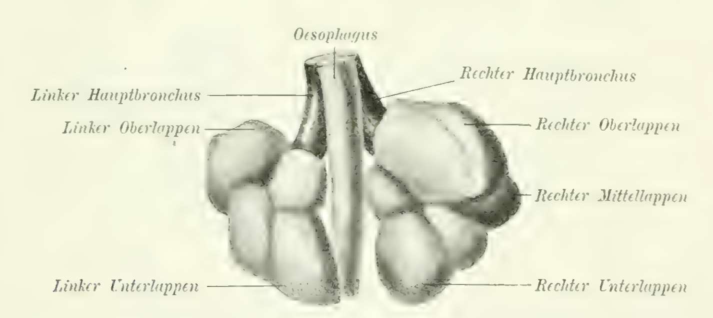


Fig. 249. Modell der Lungenanlage eines 13 mm langen menschlichen Embryos. Dorsalansicht nach Blisnianskaja. Vergr. ca. 25 : 1.

Hauptbronchus sitzen bleibt. Ebenso ist der Bronchus cardiacus ein abgelöster Ast des ersten ventrolateralen Seitenbronchus (Fig. 250).

An den zuerst äußerlich ungegliederten, von dickem Mesenchym umhüllten (Fig. 293) epithelialen Lungenanlagen entstehen dann auch zur äußerlichen Trennung der Hauptlappen führende Furchen (Fig. 249). Der rechte Ober- und Mittellappen entsprechen zusammen dem linken Oberlappen.

Unter zunehmender Verästelung sondern sich die blinden bläschenförmigen Enden der Bronchialverzweigungen zu den Lungenläppchen. Der Bindegewebsüberzug der Lunge liefert, abgesehen von der Lungenpleura und von dem interstitiellen Bindegewebe auch die glatte

Muskulatur und die elastischen Fasern der Lunge. In der 21. Woche werden die größeren Bronchialquerschnitte sternförmig und enthalten Flimmerepithel, Knorpelplatten und glatte Muskeln. Im Verlaufe des dritten Monats treten zuerst in den Blutgefäßen, dann in den größeren Bronchien und um die Mitte des fünften Monats auch im Lungengewebe elastische Fasern auf.

Ende des sechsten Monats enden die feinsten Bronchien in den mit niederem Epithel bekleideten Lungenbläschen. Gleichzeitig wird das Bindegewebe zwischen Bronchien und Bläschen spärlicher. Die Lungenarterien entstehen aus dem fünften Aortenbogen.

Die ursprünglich einfache aus je zwei Venen gebildete rechte und linke Vena pulmonalis mündet, zu einem einfachen Stamme vereinigt, in den linken Vorhof.

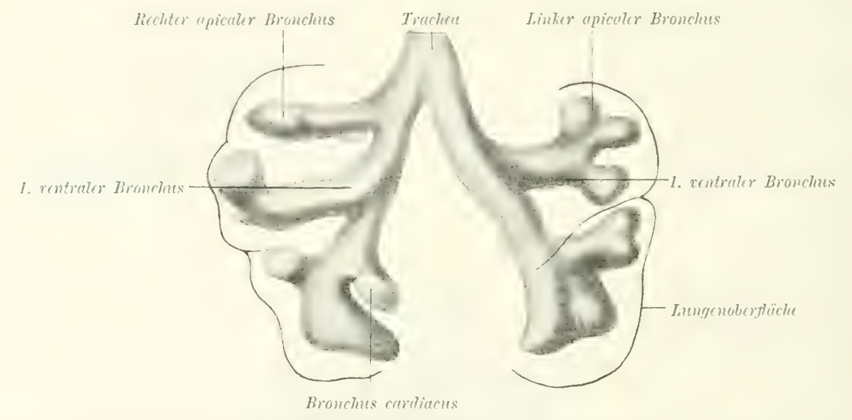


Fig. 250. Rekonstruktion der Anlage des Bronchialbaumes eines menschlichen Embryos aus der 5. Woche nach Kallius. Ventralansicht. Die Umrißlinien bezeichnen die äußere Lungenfläche.

Die embryonalen Lungen zeigen anfänglich keine Lungenspitzen, dagegen ist die Lungenbasis in eine Spitze ausgezogen (Fig. 249). Die Form der embryonalen Lunge wird durch das große fetale Herz, welches die Lungen in dorsoventraler Richtung abplattet, beeinflußt.

Nach der Geburt treten außer Wachstum und Lageveränderungen an Kehlkopf und Trachea auch Veränderungen an der Lunge durch die Atmung ein. Die dunkle Farbe der luftleeren embryonalen Lunge wird nach Füllung der Alveolen mit Luft blaßrot. Das Alveolarepithel wird durch Abflachung zum respiratorischen Epithel.

Entwicklung der Anhangsdrüsen des Mitteldarmes: Leber und Bauchspeicheldrüse.

Die Schilderung der Entwicklung der Leber hat daran zu erinnern, daß bei der Bildung des Herzens außer dem Mesocardium dorsale auch ein Mesocardium ventrale entsteht, an welches sich in kaudaler Richtung das ventrale Magen- und Darmgekröse anschließt

(Fig. 229) und die kleine Kurvatur des Magens und Duodenums mit der vorderen Bauchwand verheftet. Es scheidet als bindegewebiges, aus visceralem Mesoblast bestehendes Septum in der Länge seines Verlaufes das Cölom in eine rechte und linke Hälfte. Dadurch nun, daß sich die jederseits in der Bauchwand verlaufende Dottervene rechtwinklig umbiegend mit der Nabelvene in das untere Herzende einsenkt, entsteht eine weitere in das Cölom vorspringende Transversalfalte, das für die Entwicklung des Zwerchfelles wichtige Septum transversum (Fig. 251 u. 252).

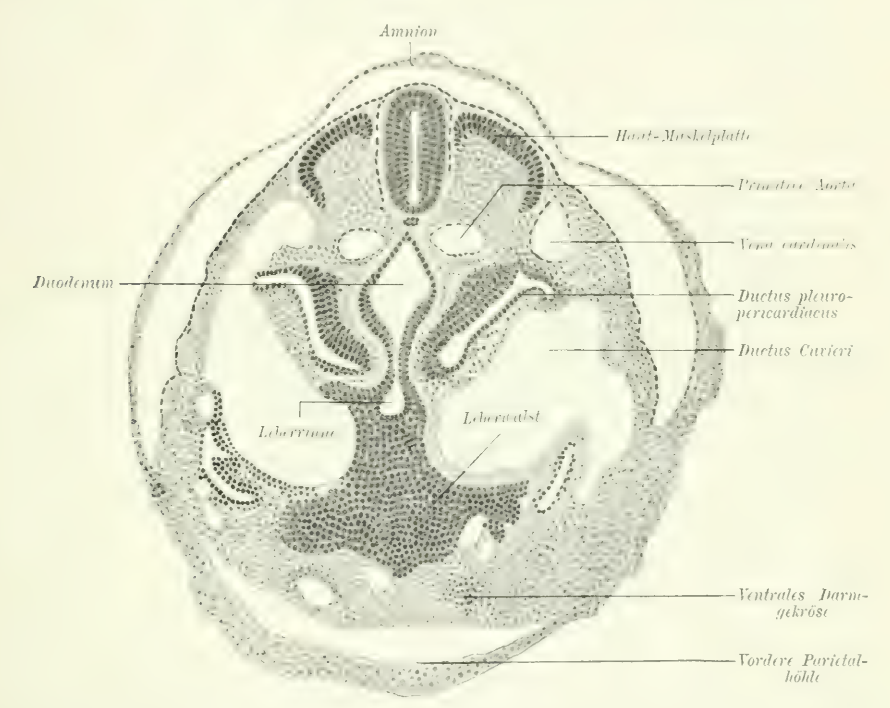


Fig. 251. Querschnitt durch die Leberanlage des Schafembryos von 17 Tagen u. 22 Stunden in Fig. 145.

Das ventrale Darmgekröse und das Septum transversum zusammen haben somit die Form einer Kreuzfalte und bestehen aus lockerem Mesenchym, in welches sich sehr bald die erste Anlage der Leber in Form einer rinnenförmigen longitudinalen Ausstülpung der vorderen Darmwand einsenkt (Fig. 251). Die Wand der „Leberrinne“ verdickt sich zum „Leberwulst“ und reicht von dem hinteren Herzende bis zum vorderen Rande des Darmnabels. Während sich die Leber in dieser einfachen Form bei Amphioxus dauernd erhält, sprossen aus dem Leberwulste bei den Wirbeltieren ein kranialer Schlauch, die spätere Leber, und ein kaudaler, die Anlage der Gallenblase und des Ductus cysticus, hervor. Dann schnürt sich die Leber-

rinne von der Darmwand ab und bildet sich zu einem kurzen Stiel um, der zum Ductus choledochus wird. Der kraniale Leberschlauch bleibt mit diesem durch den Ductus hepaticus, die Anlage der Gallenblase aber durch den Ductus cysticus in Zusammenhang (Fig. 253). Schließlich wächst der Ductus choledochus zu einem Rohr aus, welches die nun als selbständiges Organ erscheinende Leber mit dem Duodenum verbindet (Fig. 253).

Die Drüsensubstanz der Leber entsteht dadurch, daß die Wand des Leberschlauches entweder Hohlknospen (Seetiere, Amphibien) oder solide Fortsätze (Vögel, Säugetiere und Mensch) in die lockere Bindesubstanz des ventralen Magengekröses hinein treibt, die dann

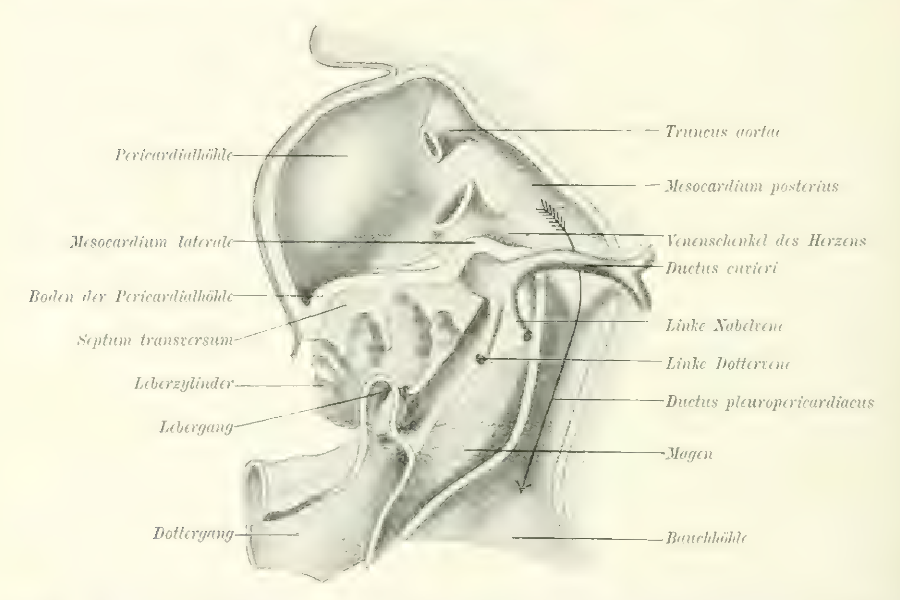


Fig. 252. Modell der Zwerchfells- u. Leberanlage von einem menschlichen Embryo von 3 mm Länge. Vergr. ca. 16 : 1. Die laterale Wand der Pericardialhöhle ist entfernt. Nach His-Kollmann.

entweder zu Röhren (Amphibien) oder zu soliden Strängen, wie bei den Vögeln und Säugetieren, auswachsen. Durch sekundäre Sprossenbildung und durch das Verwachsen einander begegnender Sprossenenden entsteht im einen Falle ein Netzwerk epithelialer Röhren, im anderen ein solches von soliden Zellenbalken (Fig. 254). Die Lücken dieses Netzes enthalten aus der Vena omphalomeseraica hervorsprossende sehr weite Blutgefäße, deren Inhalt beim vierwöchentlichen menschlichen Embryo schon durch die Lebervene abgeleitet wird.

Die nun schon ziemlich voluminöse Leberanlage ist von dem Bindegewebe des ventralen Mesenteriums umhüllt und wölbt dieses beiderseits durch die Anlage des rechten und linken Leberlappens wulstig in die Leibeshöhle vor. Die netzförmigen Leberzylinder treiben nun neue

Seitensprossen, die wieder miteinander verwachsend, immer neue Epithelmaschen bilden. So nimmt die Leber rasch beträchtlich an Größe und an Masse der sezernierenden Leberzellen und Gallengänge zu.

Die Gallengänge entstehen dadurch, daß die anfänglich soliden Leberzylinder durch interzelluläre Spaltbildung eine Lichtung erhalten, um welche sich die Zellen als kubisches oder prismatisches Epithel ordnen. Gleichzeitig bilden sich einzelne Teile des Netzwerkes zurück. Der übrige Teil der Leberzylinder liefert die aus Leberzellen bestehende Drüsensubstanz der Leber. Während bei den Amphibien und Reptilien der netzförmig tubulöse Drüsenbau der Leber deutlich erhalten bleibt, verwischt er sich bei den Vögeln, Säugetieren und dem Menschen in der Folge in hohem Grade.

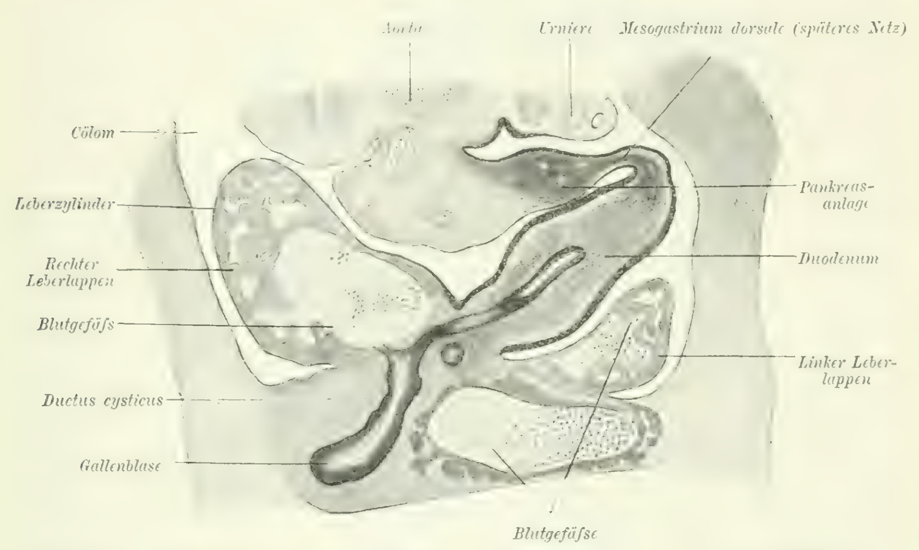


Fig. 253. Querschnitt durch die Leberanlage eines Igelembryos von 1 cm Scheitelsteißlänge. Vergr. ca. 50 : 1.

Die kreuzförmige, aus dem ventralen Darmgekröse und dem Septum transversum bestehende Bindegewebsmasse wird zur Bildung der bindegewebigen Leberkapsel, des interstitiellen Bindegewebes, der Leberbänder und des Bauchfellüberzugs der Leber verwendet.

Der kranial vor der Leber von deren Zwerchfellfläche zur Bauchwand bis zum Nabel gehende Teil enthält in seinem freien Rande die später zum Ligamentum teres obliterierende Nabelvene und wird zum Ligamentum suspensorium hepatis.

Der von der Leberpforte zur kleinen Kurvatur des Magens und zum Zwölffingerdarm verlaufende ursprünglich ebenfalls sagittal gestellte Teil des Mesogastrium ventrale wird durch die schon erörterte Drehung des Magens ausgespannt zum Ligamentum hepatogastricum

und hepatoduodenale. Es enthält den Ductus choledochus, die Leberarterie und die Pfortader und rückt mit dem Magen als kleines Netz oder Omentum minus in die linke Magenhälfte, während die Leber die rechte Bauchhöhle zu ihrer Vergrößerung benützt.

Über die Entstehung des Kranzbandes der Leber siehe bei Zwerchfell.

Die embryonale Leber entwickelt sich anfangs symmetrisch. Sie wächst rasch zu beträchtlicher Größe heran und füllt die Bauchhöhle bis auf ein kleines von dem Magen und den Dünndarmschlingen eingenommenes Gebiet aus. Da ein großer Teil des von den Embryonalanhängen in den Embryo zurückströmenden Blutes die Leber passiert, ist sie außerordentlich blutreich. Die Gallenabsonderung



Fig. 254. Querschnitt durch die Leberanlage eines Hundeembryos vom 25. Tage. Vergr. ca. 60 : 1.

setzt noch in der ersten Hälfte der intranterinen Entwicklung ein und führt zu galliger Färbung des Meconiums oder Fruchtkotes, der aus verschluckten Epidermisschüppchen, Wollhaaren, Hauttalg, Schleim und Galle besteht. Später bleibt der linke Leberlappen im Wachstum hinter dem rechten zurück. Seine Leberzellen atrophieren sogar in nicht unwesentlicher Ausdehnung, während die Gallengänge als „Vasa aberrantia" erhalten bleiben. Nach der Geburt verkleinert sich die Leber infolge des durch die Atmung veränderten Blutstromes, und ihr Volumen reduziert sich dem Körper gegenüber sehr beträchtlich.

Die Bauchspeicheldrüse entsteht aus drei Ausstülpungen des Enteroderms, deren zwei aus der ventralen, eine aus der dorsalen Wand des Duodenums hervorsprossen. Zuerst tritt die dorsale Pankreasanlage auf, dann erst folgen die beiden ventralen etwas kaudal und links und rechts von der Leberanlage gelegenen. Der die Knospen mit

dem Darme verbindende Stiel wird an der ventralen rasch miteinander verschmelzenden Pankreasanlage zum Ductus pancreaticus major, an der dorsalen zum Ductus pancreaticus minor oder accessorius. Durch die Achsendrehung des Duodenums werden ventrale und dorsale Pankreasanlagen einander genähert und verwachsen in der siebenten Woche des Fetallebens zu einem einheitlichen Drüsenkörper, in dem auch die Äste der dorsalen und ventralen Ausführungsgänge miteinander kommunizieren.

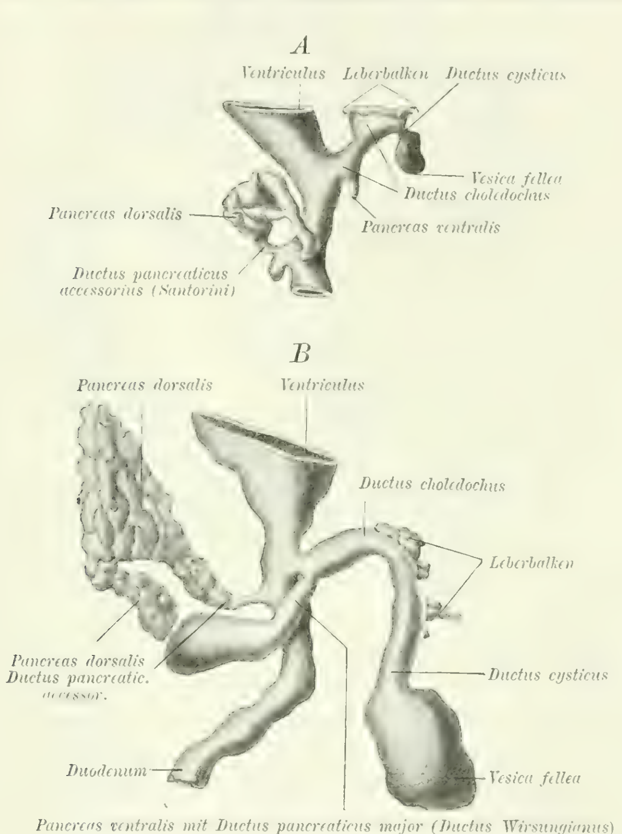


Fig. 255. Modelle zur Leber- und Bauchspeicheldrüsenentwicklung nach Hammar. Vergr. ca. 30 : 1.
A von einem 8 mm langen Kaninchenembryo.
B von einem 10 mm langen Kaninchenembryo.

So erklärt sich das beim Menschen nicht seltene, bei Wiederkäuer, Schwein und Hund gewöhnliche Vorkommen eines Ductus pancreaticus major und accessorius oder minor, also zweier Ausführungsgänge an einer scheinbar einheitlichen Drüse.

Das in das Mesogastrium eingewachsene Pankreas liegt zunächst frei beweglich zwischen der großen Kurvatur des Magens und der Wirbelsäule. Es muß also alle Lageveränderungen des Magens und des Mesogastriums mitmachen und wird so durch die Drehung des

Magens in die Querstellung verlagert, in der wir es später finden. Dabei wird sein Kopf von der Duodenalschleife umfaßt, während sein Schwanzende in die linke Körperhälfte bis zur linken Niere und Milz auswächst.

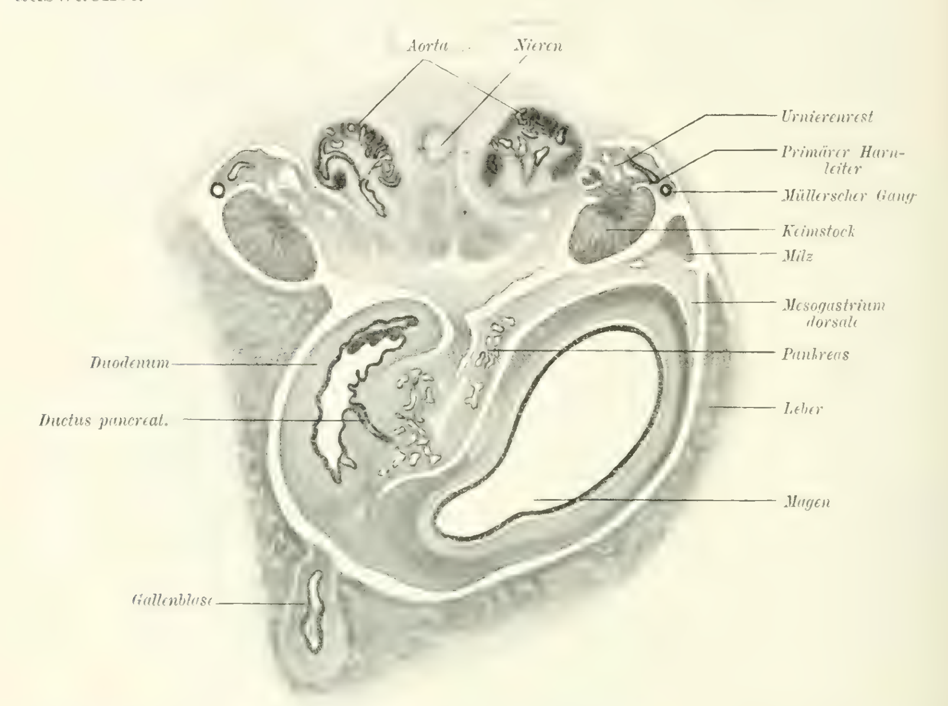


Fig. 256. Querschnitt durch Milz, Duodenum und Pankreas von einem 1,9 mm langen menschlichen Embryo. Vergr. ca. 15 : 1.

Mit der Einnahme dieser Querstellung legt sich das Mesogastrium der hinteren Bauchwand an und verschmilzt mit deren wandständigem Bauchfellüberzug. So wird das ursprünglich intraperitoneale und im Mesogastrium bewegliche Pankreas scheinbar retroperitoneal an der hinteren Bauchwand fixiert.

C. Organe und Systeme des Mesoblasts.

I. Entwicklung der Bindesubstanzen, der Blutgefäße, des Blutes, der Lymphgefäße und der Lymphknoten.

1. Entwicklung der Bindesubstanzen.

Wir wissen (siehe S. 120), daß aus dem Mesoblast Mesenchymmassen hervorgehen, die sich rasch zwischen den beiden primären Keimschichten ausbreiten. Durch die Cölombildung und durch die

Auflösung der Sklerotome in axiales und Darmmesenchym usw. erhält die ganze Mesenchymmasse rasch eine kompliziertere Gliederung. Das Mesenchym umhüllt nun die axialen Organe (Fig. 99) und umscheidet auch alle Aus- und Einstülpungen der beiden epithelialen Keimschichten sowie sämtliche durch Abschnürung aus diesen hervorgegangene Primitivorgane (Medullarrohr, Darmrohr, nebst Anhängen, Nasen- und Ohrgrübchen, beziehungsweise -Bläschen, Augenbecher usw.) ebenso wie die im Mesoblast entstandenen epithelialen Organe (die Urniere, die Anlage des Geschlechtsapparates usw.). Kurz das Mesenchym liefert die bindegewebigen Hüllen um die epithelialen Organe des Körpers.

Je verwickelter sich die Gliederung des Embryos und seiner Anhänge durch Ein- und Ausstülpungen gestaltet, um so komplizierter wird auch die Anordnung des Mesenchyms. Anfänglich nur aus vereinzelten oder locker angeordneten, vielfach durch verzweigte Ausläufer verbundenen Zellen bestehend, zeigt das Mesenchym den Bau des embryonalen Binde- oder Gallertgewebes. Bald aber wandelt es sich mit Ausnahme des Galllertgewebes des Nabelstrangs dadurch, daß seine Zellen collagene Fasern ausscheiden, deren Zahl rasch zunimmt, in ein, je nach dem Alter des Embryos anfänglich mehr aus Zellen, später mehr aus Fasern bestehendes fibrilläres Bindegewebe um. Bei sehr wechselnder Art seiner Faseranordnung findet dieses eine sehr vielseitige Verwendung (Lederhaut, Zahnsäckchen, Haarbälge, Propria der Schleim- und serösen Häute, bindegewebige Grundlage der Embryonalanhänge; Muskel- und Sehnenscheiden, Sehnen, Muskelbinden, Propria der Drüsen — mit Ausnahme des aus der Membrana prima hervorgegangenen strukturlosen Teils der Glas- oder Basalhäute der Hautdrüsen, der Haarbälge und der „Intima" der Gefäßhaut des Zentralnervensystems —: Hirn- und Rückenmarkshäute; das interstitielle Bindegewebe aller Organe).

Durch Ausscheidung von Elastin kann es zwischen den faserigen Elementen des Bindegewebes zur Bildung elastischer Fasern und Platten in wechselnder Zahl und Dicke kommen. Durch Aufnahme von Fett können Zellen des interstitiellen Bindegewebes sich in Fettgewebe umwandeln.

In gewissen Regionen des embryonalen Bindegewebes scheiden die Zellen Knorpelsubstanz oder Chondrin ab, es wird Knorpelgewebe gebildet. Dadurch entstehen widerstandsfähigere Teile, die sich schärfer gegen die bindegewebige Umgebung modellieren und zu einem Stützgerüste für den Körper werden, das gleichzeitig als eine Art Schutzorgan besonders wichtige Organe (Zentralnervensystem, gewisse Sinnesorgane, Eingeweide) mehr oder weniger vollständig umhüllt, gleichzeitig den Muskeln Ansatz gewährt und so zum

passiven Bewegungsapparate wird. Außer zum Aufbau des Knorpelskeletes werden Knorpel noch dazu verwendet, häutige Röhren klaffend zu erhalten (Kehlkopf, Luftröhre und ihre Verzweigungen), oder sie dienen als elastische, mehr oder weniger bewegliche Stützen für aus Hautfalten gebildete, im Dienste von Sinnesorganen stehende Hilfs- oder Schutzorgane (Nasenflügel, Ohrmuschel).

Knorpel- sowohl als Bindegewebe können endlich unter Ablagerung von Kalksalzen in Knochengewebe umgewandelt und zur Bildung des Knochenskeletes verwendet werden.

Durch Lücken- und Röhrenbildungen entstehen im Mesenchym sehr früh Kanalsysteme zur Verbreitung flüssiger, später zellenhaltiger Ernährungsmaterialien in dem Embryonalkörper: die Blut- und Lymphgefäße. Durch nachträgliche Beteiligung glatter Muskulatur am Aufbau der Gefäßwände wird die Zirkulation und Verteilung dieser Säfte in wesentlicher Weise unterstützt. Durch besondere Entwicklung der Muskulatur an einer bestimmten Stelle entsteht das den gesamten Inhalt des Gefäßsystems in stetiger geordneter Bewegung erhaltende Zentralorgan, das Herz. Die im Blute und in der Lymphe befindlichen Zellen werden von den Angiothelien gebildet und in besonderen Geweben (dem retikulären Bindegewebe) und Organen (den Lymphknoten) vermehrt und aus denselben von der Lymphe ausgeschwemmt und dem Blute zugeführt. Ein Teil derselben kann auch in den Geweben umherwandern und in dem Zellenkörper Pigment bilden.

2. Entwicklung der Blutgefäße und des Blutes.

Im Gegensatze zum neugeborenen oder aus dem Ei ausgeschlüpften Organismus mit seinem geschlossenen einheitlichen Kreislauf sind zur Zeit der Anlage der Blutgefäße die entoembryonalen Blutgefäße des Embryonalkörpers und die exoembryonalen Gefäße seiner Anhänge zu unterscheiden. Beide entstehen unabhängig voneinander und vereinigen sich erst später zu den Gefäßen des embryonalen Kreislaufs.

Wie das Schema in Fig. 73 zeigt, breitet sich der Mesoblast nicht nur bilateral von den Wänden des Urdarms und der Urmundrinne, sondern auch als unpaare Platte von der Hinterlippe der Urmundrinne aus (als metastomaler Mesoblast) über den kaudalen Embryonalrand hinaus in dem Gebiete der Keimblase aus. Die ganze schließlich zusammenhängende Mesoblastmasse veranlaßt dann die im hellen Fruchthof als „Mesoblasthof" in den Figuren 65a und 72a abgebildete Trübung, deren Rand parallel der Ausbreitung des Mesoblasts sich immer weiter peripher bis in das Gebiet des dunkeln Fruchthofs bei den Sauropsiden und unter den Placentarwulst der Säuger vorschiebt.

In dem Gebiete des metastomalen hinter dem Kaudalende des Embryos gelegenen Mesoblasts treten in der Regel bei eintretender Segmentierung der Embryonen die ersten exoembryonalen Gefäßanlagen auf.

Mit der weiteren Ausbreitung dieser Gefäßanlagen auch zu beiden Seiten des Embryos nach vorne scheidet sich der Mesoblasthof der Sauropsiden in eine innere Zone, den Gefäßhof oder die Area vasculosa und in eine äußere gefäßlose, die Area vitellina oder den

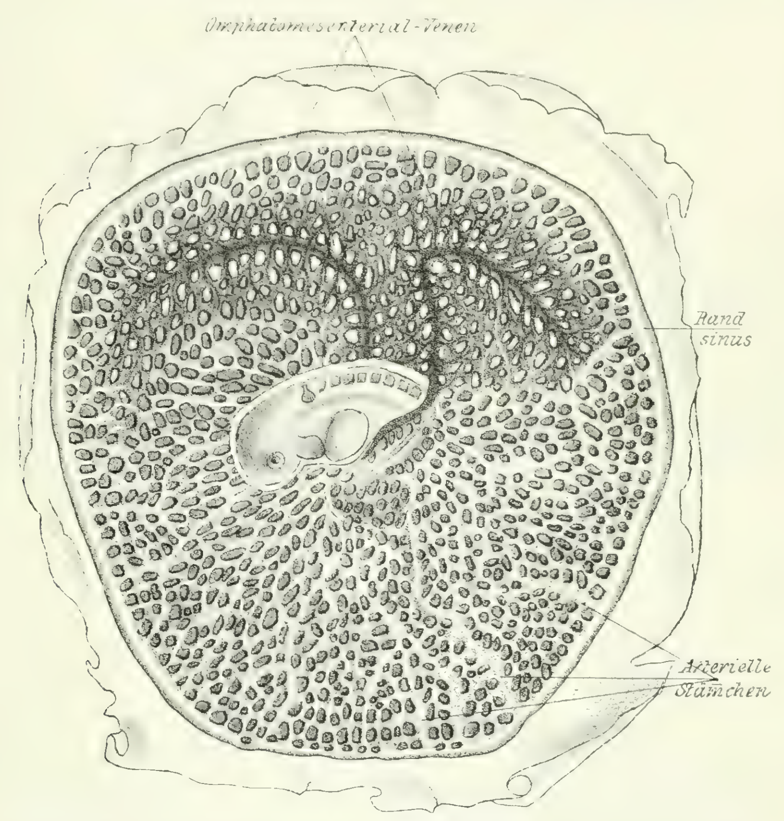


Fig. 257. Gefäßhof der Nabelblase eines 9 Tage und 9 Stunden alten Kaninchens nach van Beneden.

noch cölomlosen Rest des Mesoblasthofes der Säuger. Bald nach Auftreten der ersten als netzförmige Stränge im Flächenbild erscheinenden Gefäßanlagen fallen in diesen an der Peripherie des Gefäßhofs auch rote unregelmäßige Flecken, die ersten Blutbildungsherde oder Blutflecken auf.

Die Art der bei den Sauropsiden und manchen Säugern durch ein Randgefäß abgeschlossenen Gefäßverteilung nach Fertigstellung des Dottersack- oder Nabelblasenkreislaufs ist bei den angezogenen Beispielen unter „Embryonalanhängen“ (Fig. 128 u. 257) ersichtlich.

Da bezüglich der feineren Vorgänge bei der ersten Anlage der Blutgefäße noch mancherlei Lücken und Widersprüche bestehen, so beschränke ich meine Schilderung auf die wesentlichsten Punkte eigener Untersuchungen am Schafe und Hunde.

Die exoembryonalen Gefäße auf dem Dottersacke oder auf der Nabelblase sind bei den Säugetieren Bildungen des visceralen Mesoblasts. Nach eingetretener Cölombildung treten einzelne Zellen der mesoblastischen Dottersack- oder Nabelblasenwand durch feine Fortsätze als „Haftzellen“ mit dem Dotterblatt in innigere Verbindung. Die zwischen den Haftzellen gelegenen Strecken des visceralen Mesoblasts buchten sich unter lebhafter Vermehrung ihrer Zellen sehr bald rinnig aus. Die vom visceralen Mesoblast umschlossenen Lücken vergrößern sich. Sie werden, da auch die Haftzellen sich teilen und ihre Ab-

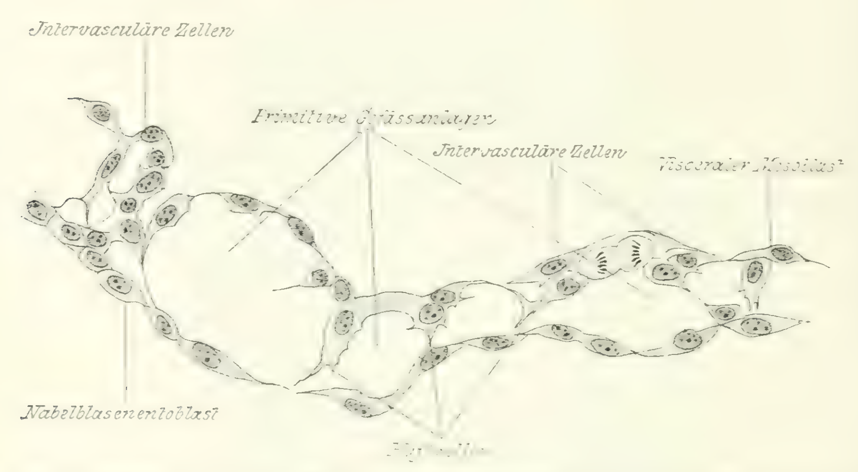


Fig. 258. Querschnitt durch die Nabelblase eines Schafembryos mit zwei Urwirbelpaaren von 14 Tagen 22½ Std.

kömmlinge sich zwischen Nabelblasenentoblast und die mesenchymatöse Lückenwand einschieben, in geschlossene kurze, netzförmig miteinander anastomosierende Hohlräume und Röhrensysteme umgewandelt. Deren einschichtige Wand besteht aus den zu sehr flachen Zellen verbreiterten Endothelien, besser Angiothelien, welche sehr komplizierte Funktionen bei dem Stoffaustausch zwischen dem Blut und den Geweben übernehmen. Sie liegen dem ebenfalls einschichtigen Dotterblatt auf.

Zwischen den Angiothelwänden der netzförmig angeordneten „primitiven Blutgefäße“ findet man von Anfang an noch vereinzelte Mesenchymzellen, die nicht zur Bildung von Angiothel verwendet wurden, die „intervaskulären Zellen“. Durch fortgesetzte Teilung dieser Zellen kommt es zu einer mesenchymatösen Umhüllung der

primitiven Gefäße, während die Gefäßanlagen in der beschriebenen Weise allmählich sich über die Nabelblasenoberfläche peripher weiter ausbreiten. Zu den diese Mesenchymscheide bildenden Zellen gesellen sich später weitere, zum Teil dem axialen Mesenchym entstammende und zum Teil seitens der Cölomepithelien der Darmseitenplatte gelieferte Zellen. Schließlich erhalten die primitiven Gefäße eine vollständige Mesenchymscheide und werden so zu sekundären Gefäßen. Gleichzeitig werden sie durch Verdickung der ganzen Mesenchymanlage, in welcher sie verlaufen, vom Epithel der Nabelblase abgehoben (Fig. 259).



Fig. 259. Querschnitt durch die Nabelblase eines Schafembryos von 17 Tagen 22 Std. in Fig. 145. Vergr. ca. 300 : 1.

Dieselbe Art und Weise der Blutgefäßanlage und ihres Einschlusses durch ein teils von intervaskulären Zellen, teils durch ein von dem Cölomepithel am parietalen Mesoblast geliefertes Mesenchym findet sich auch auf dem Amnion des Schafes; doch bilden sich da alle Gefäßanlagen, ohne jemals Blut zu enthalten, wieder zurück und nur die Anlage der medial von der Amnioswurzel verlaufenden Nabelvene (s. Fig. 228) geht einer weiteren Funktion entgegen.

Die Gefäße im Embryo sollen nach den Einen durch Einwachsen der primitiven Blutgefäße des Gefäßhofes in den Embryo längs des Nabelblasenganges entstehen. Andere dagegen treten, wie ich selbst auch, für eine selbständige Entstehung der die Endothelwand der primitiven Embryonalgefäße aufbauenden Zellen im Embryo ein.

Die entoembryonalen Gefäße entstehen in loco aus den „Gefäßzellen“. Das aus diesen Zellen entstandene Angiothelsäckchen des Herzens und die primitiven Embryonalgefäße setzen sich dann erst nachträglich mit den exoembryonalen Gefäßen in Kommunikation.

Schon bei Embryonen mit ein bis zwei Urwirbelpaaren sieht man im Bereiche der hufeisenförmigen Anlage der Pleuropericardialhöhle zwischen Darmentoblast und der späteren Herzplatte die ersten Spuren der Gefäßanlagen im Embryo in Gestalt vereinzelter, vielgestaltiger, runder oder verästelter, meist in Längs- und Querschnitt spindelförmiger Mesoblastzellen. Die Möglichkeit, daß sich diesen Zellen aus dem Enteroderm austretende Zellen zugesellen, ist mit Sicherheit nicht auszuschließen. Sämtliche Zellen vermehren sich rasch durch Teilung und breiten sich in longitudinaler und transversaler Richtung weiter zwischen visceralem Mesoblast und Enteroderm aus, verbinden sich zu Gruppen und Strängen und formieren (Fig. 84 S_3, 87—89) den Angiothelschlauch des Herzens und die Angiothelwand der primitiven im Embryo auftretenden Gefäße in derselben Weise, wie wir diese Vorgänge auf der Nabelblase verfolgt haben. Bald sieht man sie auch mit den Gefäßen der letzteren anastomosieren. Auch die embryonalen Gefäße erhalten dann seitens des Mesenchyms eine bindegewebige Scheide, während der Angiothelschlauch des Herzens von der Herzplatte umschlossen wird (siehe Fig. 87).

Daß die primitiven Gefäße im Embryo und im Gefäßhofe durch eine von manchen Autoren beschriebene Bildung solider, nachträglich sich aushöhlender Zellsprossen weitere Seitenästchen treiben, habe ich bei jungen Embryonen zur Zeit der ersten Anlage der primitiven Gefäße nicht gesehen, will aber die Möglichkeit des Vorganges in späterer Zeit nicht in Abrede stellen. Im allgemeinen sind diese Vorgänge beim Schafe, da bei ihm die Blutbildung verhältnismäßig spät nach Anlage der Blutgefäße einsetzt, und die Blutgefäße zwei bis drei Tage als auffallend weite, leere oder nur mit Flüssigkeit erfüllte Röhren bestehen, sehr übersichtlich. Im wesentlichen in gleicher Weise finde ich die erste Anlage der Blutgefäße beim Hunde.

Die Mesenchymscheide der sekundären Gefäße differenziert sich später in die Elemente der eigentlichen Gefäßwand (glatte Muskeln, elastische Substanz und Bindegewebe). Nur die Kapillaren beharren auf ihrem primitiven Entwicklungsstadium und bestehen zeitlebens nur aus einer Angiothelwand.

Die Entwicklung des Blutes

ist nicht minder reich an strittigen Fragen wie die Entwicklung der Gefäße. Doch steht fest, daß die ersten roten Blutzellen des Embryos von den Angiothelien produziert werden.

Die Bildung der roten Blutzellen wird, wie schon gesagt, zuerst bei allen Amnioten im Gebiete des Gefäßhofes in Gestalt unregelmäßiger roter Flecken, der Blutflecken oder Blutinseln, deutlich. Von da aus breitet sich die Blutbildung bogenförmig nach vorn, rechts und

links vom Embryo aus und umrahmt schließlich als Blutnetz den ganzen Embryo (Fig. 76 u. 77).

Histologisch werden die roten Blutzellen oder Erythrocyten dadurch gebildet, daß die Angiothelien durch indirekte Teilung einzelne Erythroblasten oder die Vorstufen der Erythrocyten liefern. Diese besitzen große Kerne und ein granuliertes Plasma. Es können aber auch gleichzeitig ganze Klumpen von Erythroblasten gebildet werden, welche dann die ganze Lichtung der kleineren Gefäße erfüllen. Sie sind vielfach noch nicht voneinander getrennt und bilden ein beim Hunde besonders deutliches Hämoplasmodium mit vielen sich lebhaft färbenden Kernen. Erst später werden die Zellgrenzen sichtbar, und die Zellen können durch gegenseitigen Druck vorübergehend geradezu epithelähnlich aussehen (Fig. 260 rechts).

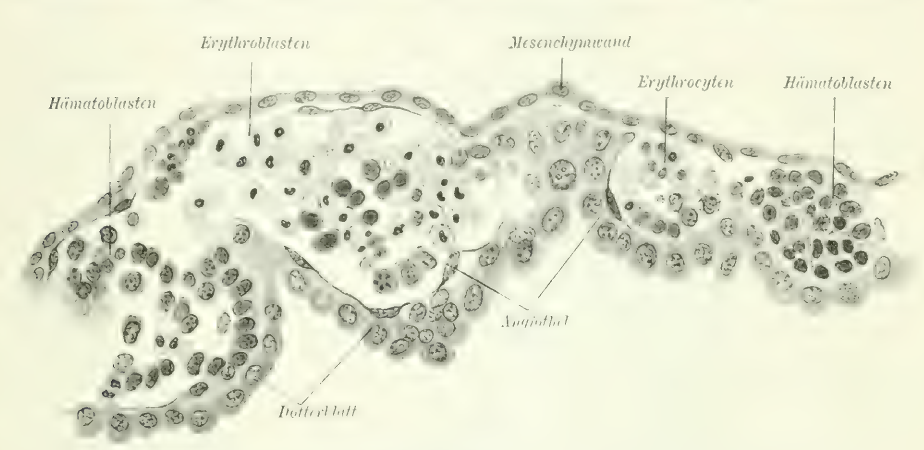


Fig. 260. Querschnitt durch die Nabelblasenwand eines Hundeembryos von 25 Tagen. Vergr. ca. 350 : 1.

Bald aber lösen sich die Erythroblasten voneinander und liefern durch wiederholte Teilung die Erythrocyten. Diese kennzeichnen sich durch kleinere Kerne und helleres, reichlicheres Plasma, das nun Hämoglobin enthält und deshalb einen gelblichen Schimmer zeigt.

Durch die, wahrscheinlich unter Vermittlung der Angiothelien, in den Blutgefäßen auftretende Blutflüssigkeit (Plasma) werden die Erythrocytenklumpen getrennt. Die einzelnen Zellen gelangen frei in den Kreislauf und werden in der Gefäßbahn verteilt. Nun vermehren sie sich selbständig durch Teilung. Die Erythrocyten wandeln sich nun unter wiederholter Teilung und Verkleinerung ihres Kernes und Zelleibes sowie unter Verlust ihrer ursprünglichen Granulierung in die für die einzelnen Ordnungen und Arten charakteristischen fertigen roten Blutzellen um.

Die fertigen roten Blutzellen sind also das Endergebnis einer Umwandlungsreihe, die mit den Erythroblasten beginnt und nach wiederholten Teilungen der Erythrocyten mit den fertigen roten Blutzellen endet.

Die Erythrocyten der Nonmammalia behalten ihre Kerne dauernd. Die der Säugetiere und des Menschen verlieren ihre Kerne (beim Menschen und Hunde z. T. vom Ende des zweiten Embryonalmonats ab) wahrscheinlich durch Ausstoßung und werden so zu den bekannten kernlosen napf- oder tassenförmigen roten Blutkörperchen. Gleichzeitig geht aber die Produktion neuer Erythrocyten zeitlebens vor sich.

Zu dieser Stätte exoembryonaler Blutbildung gesellen sich dann nach Rückbildung des Dottersackes oder der Nabelblase noch entoembryonale Bildungs- und Vermehrungsstätten für rote Blutzellen, vor allem in der Leber, in der Milz, möglicherweise auch in der Urniere und nach der Geburt und bei dem Erwachsenen in manchen Lymphknoten sowie im roten Knochenmarke. Man hat hier wirkliche Neubildungsstätten und Vermehrungsstätten, letztere namentlich an Stellen mit verlangsamter Zirkulation, zu unterscheiden.

Leukocyten fehlen anfänglich im Blute. Die Frage nach ihrer Herkunft ist eine vielumstrittene. Sie sollen aus ebenfalls von den Angiothelien gebildeten Leukoblasten durch deren wiederholte Teilung hervorgehen. Durch die Blutgefäße den Lymphknötchen zugeführt, vermehren sie sich in deren Keimzentren durch Teilung. Jedenfalls werden Leukocyten in den Gefäßen immer erst längere Zeit nach dem Auftreten der Erythrocyten bemerkbar. Niemals bilden sich, wie man früher glaubte, Leukocyten in Erythrocyten um. Beides sind nach Struktur und Funktion vollkommen verschiedene Zellen.

Im Gegensatze zu der hier gegebenen Schilderung sollen sich nach anderen die Blutgefäße der Säugetiere als solide Zellstränge anlegen und sich erst sekundär in die Angiothelwand und die gleich in Form von ganzen Klumpen in Massen auftretenden Erythrocyten scheiden. Meiner Meinung nach handelt es sich bei diesem Bildungsmodus nur um eine z. B. im Vergleiche mit dem Schafe verfrühte und sofort massenhaft einsetzende Bildung von Erythroblasten. Anklänge an diese Massenproduktion im Gegensatze zur Einzelproduktion beim Schafe finden sich auch beim Hunde (Fig. 260 rechts).

Daß die erste Blutbildung in den Gefäßen des Dottersackes einsetzt, wird begreiflich durch die Tatsache, daß der Dotter der Meroblastier die einzige dem Embryo zur Hämoglobinbildung zur Verfügung stehende Eisenquelle ist. In welcher Weise dem Dotter das zur Hämoglobinbildung nötige Eisen durch die Erythroblasten entnommen wird, ist noch unbekannt. Sehr wahrscheinlich erhalten sie es durch Vermittlung der Dotterzellen. Aber auch der relativ spärliche Dotter der holoblastischen Säugetiere muß das für die erste Hämoglobinbildung nötige Eisen enthalten. Denn die Blutbildung beginnt auf der Nabelblase, ehe das Allantochorion die von der Mutter in Gestalt von Uterusblutungen oder Placentar-

hämatomen gebotene neue und ausgiebige Eisenquelle auszunutzen vermag. Bei den achorialen Beutlern wird dem sehr unvollkommen geborenen Beuteljungen das zu seiner weiteren Blutbildung nötige Eisen wahrscheinlich durch die Milch zugeführt.

a) Das Herz.

Die Anlage und die Entwicklung des Herzens wurde (S. 121 u. ff.) bis zu dem Stadium verfolgt, in welchem das spindelförmige Herz kranial in den Truncus arteriosus übergeht, während sein kaudales venöses Ende die Ompholamesenterial- und Nabelvenen sowie den Ductus Cuvieri aufnimmt (Fig. 262).

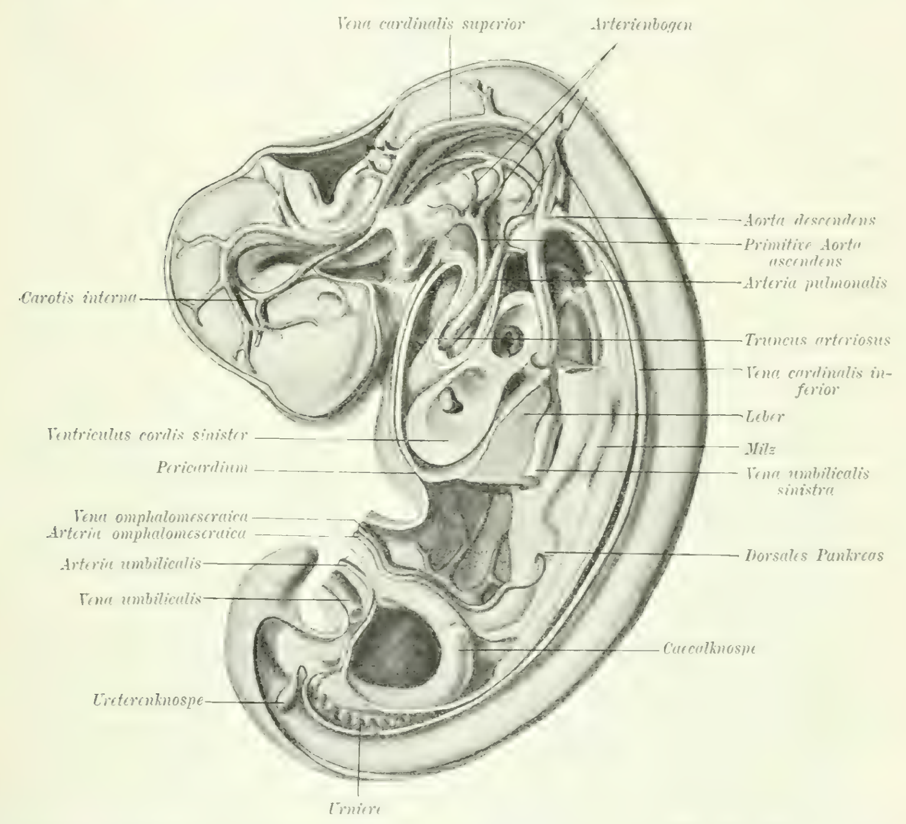


Fig. 261. Blutgefäße eines 28 Tage alten menschlichen Embryos nach einem Modell von His-Ziegler.

Seine weitere Entwicklung ist am besten von Kaninchenembryonen bekannt, doch liegen auch Beobachtungen über menschliche Herzentwicklung vor.

In frühen Embryonalstadien gleicht das Herz der Amnioten dem Herzen der im Wasser atmenden Fische. Wie bei den Fischen besteht es aus einem Sammelraume für das venöse Blut, dem Vorhofsteil,

und einem durch den Truncus arteriosus das Blut in die Kiemenarterien oder Aortenbogen treibenden Kammerteil. Aber der einfache Kreislauf dieser niedersten Wirbeltiere wird mit dem Landleben und der Luftatmung durch die Ausbildung der Lungen komplizierter. Das Auftreten von Scheidewänden im Herzen und in dem Truncus arteriosus führt unter Rückbildung der Kiemenarterien und des Kiemenapparates zur Scheidung des anfänglich einfachen Kreislaufs in den Körper- und Lungenkreislauf.

Der Truncus arteriosus gabelt sich an der noch spindelförmigen Herzanlage und umfaßt die vordere Darmhöhle zuerst mit zwei, dann mit mehreren Gefäßbogen. Sie vereinigen sich dorsal zu der jederseits zwischen dem Enteroderm und den Urwirbeln rechts und links von der Chorda (Fig. 93 u. 106) bis zum Schweifende verlaufenden primitiven Aorta. Durch Verschmelzung der beiden primitiven Aorten entsteht die bleibende Aorta. Von ihr gehen beiderseits die Omphalomesenterial- oder Nabelblasenarterien ab, durch welche das Blut infolge der Herzkontraktionen entweder in ein das Gefäßnetz der Nabelblase umkreisendes Randgefäß, den Randsinus oder den Sinus terminalis (z. B. Sauropsiden, Kaninchen, Fig. 257, Pferd), oder, im Falle seines Fehlens (z. B. Wiederkäuer, Mensch, Schwein, Fleischfresser) durch direkte zahlreiche Anastomosen in die Wurzeln der Nabelblasen- oder Omphalomesenterialvenen und durch diese wieder in das hintere Herzende gelangt.

Neben dem Nabelblasenkreislauf entwickelt sich sehr bald bei den Amnioten der Allantois- oder Placentarkreislauf (Fig. 158). Er wird durch die aus den beiden Endästen der Aorta entspringenden Nabel- oder Umbilicalarterien gespeist (Fig. 261). Aus dem die Allantois umspannenden Gefäßnetze wird das Blut zuerst durch zwei, später durch eine Nabelvene zum Herzen zurückgeleitet.

Allantois- und Nabelblasenkreislauf stehen bezüglich ihrer Entwicklung zueinander im umgekehrten Verhältnisse. Während jener noch klein und unbedeutend ist, besteht dieser in voller Ausbildung, unterliegt dann aber bald mit dem weiteren Wachstum der Allantois einer mehr oder weniger weitgehenden Rückbildung und schwindet mit der Reduktion der Nabelblase (Wiederkäuer, Schwein, Mensch), während der Allantoiskreislauf sich weiter entfaltet.

Das spindelförmige in der Halsregion ventral vom Schlunde gelegene Herz wächst nun rasch in die Länge und krümmt sich, um in der Pleuropericardialhöhle Platz zu finden, S-förmig zusammen (Fig. 262). Der venöse Abschnitt behält dabei seine Lage ventral vom Darme bei. Der übrige Teil bildet die nach rechts gekrümmte Ventrikelschleife. Schon bei Kaninchenembryonen vom neunten Tage sondert sich der Herzschlauch in die Abteilungen des fertigen Herzens.

Am kaudalen Venenende setzt eine Ringfurche den späteren Vorkammerteil von dem Sinus venosus ab. Eine zweite Furche, die

Atrioventricularfurche, sondert den rasch wachsenden Vorkammerteil von dem absteigenden Ventrikelschenkel und führt zur Bildung des Canalis auricularis. Eine dritte tiefe Furche, die Interventricularspalte, scheidet beide Ventrikelschenkel.

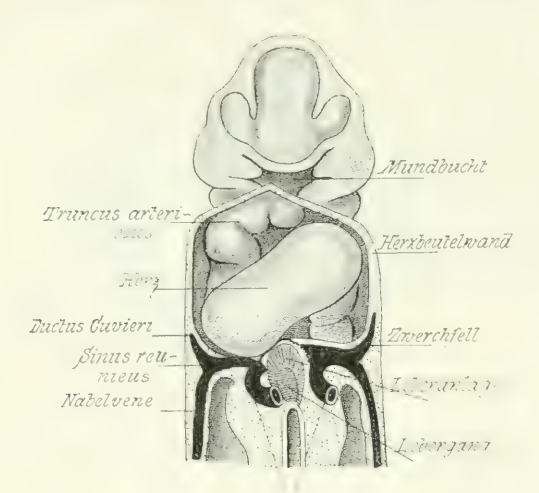


Fig. 262. Frontalkonstruktionsbild von einem menschlichen Embryo von 2,15 mm Nackensteißlänge nach His.

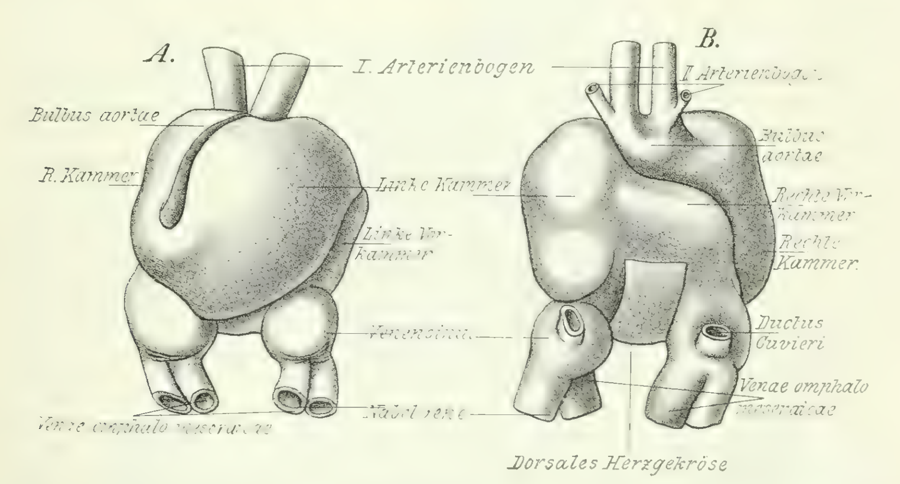


Fig. 263. Modell des Herzens eines Kaninchenembryos von 0,95 mm Kopflänge nach Born. Vergr ca. 60 : 1. *A* von vorne, *B* von hinten.

Da das Herz gleichzeitig in allen seinen Teilen bedeutend an Größe zunimmt, wölbt es die dünne undurchsichtige Leibeswand stark vor.

Sehr bald stülpen sich die Vorhofswände zu den Herzohren aus, die nun den Truncus arteriosus von der dorsalen Seite her umgreifen und die Kammern bedecken (Fig. 264).

Von dem unteren Ende der Interventrikularspalte verläuft eine seichte Furche, der Sulcus interventricularis, zwischen den Kammern und scheidet die beiden rasch an Umfang zunehmenden Ventrikelanlagen äußerlich immer schärfer in die linke und rechte Herzkammer (Fig. 264).

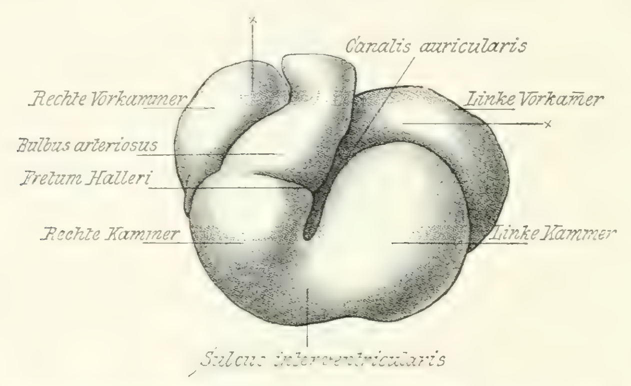


Fig. 264. Herz eines Kaninchenembryos von ca. 2,66 mm Kopflänge, Nackenlänge von vorne nach Born. × Rechtes und linkes Herzohr. Vergr. ca. 60 : 1.

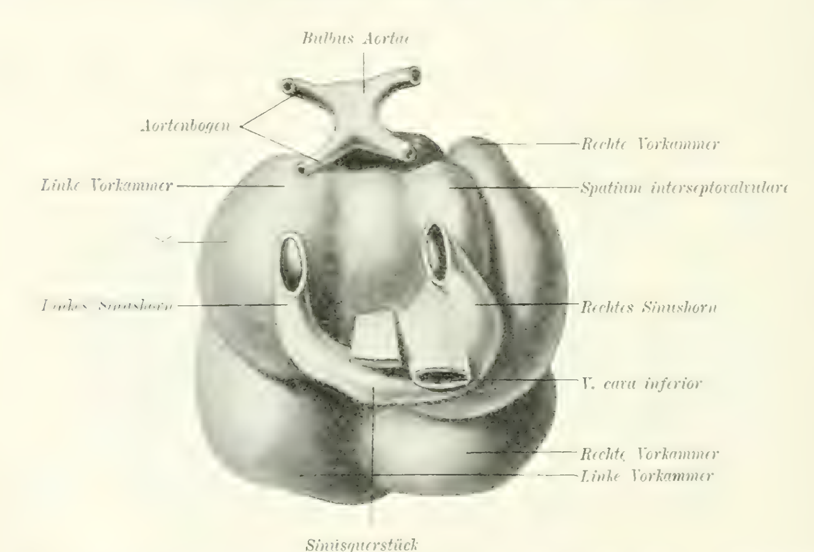


Fig. 265. Herz eines Kaninchenembryos von 3,4 mm Kopflänge nach Born. Dorsalansicht. Vergr. ca. 60 : 1.

Ebenso wird auch die Dorsalseite des Vorkammerteiles durch eine sagittal verlaufende Rinne äußerlich in eine rechte und linke Vorkammer geschieden. Gleichzeitig erheben sich die Vorkammern mit dem Sinus venosus kranialwärts, während die Ventrikel in kaudaler Richtung verschoben werden. Die ganze Herzanlage rückt tiefer in die Brustregion herab.

Die rechte Kammeranlage setzt sich konisch in den erweiterten Truncus arteriosus fort. Diese Stelle heißt nun Bulbus arteriosus. Zwischen Bulbus und Kammer liegt eine Einschnürung, das Fretum Halleri, in deren Bereiche später die Semilunarklappen entstehen (Fig. 264).

Schon die Wand des S-förmig gekrümmten Herzens enthält Muskelfaserbündel. Diese Muskelschicht, das Myocardium, verdickt sich im Bereiche der Vorhöfe gleichmäßig und wird hier von dem Angiothelrohr nach innen unmittelbar überkleidet. Im Bereiche der Kammern dagegen zerfällt das Myocardium in eine Menge kleiner Muskelbälkchen, welche in den zwischen Myocardium und Angiothel bestehenden Spaltraum vorspringen und sich netzartig miteinander verbinden (Fig. 266 u. 269). In die zwischen den Bälkchen gelegenen Buchten stülpt sich die Angiotheltapete ein und umkleidet deren Wände und die Muskelbälkchen.

Die endgültige Scheidung der einzelnen Herzabteilungen vollzieht sich folgendermaßen (Fig. 267 *A* u. 266).

Zuerst bildet sich an der kranialen und dorsalen Wand der Vorhofsanlage eine senkrechte Leiste, die primäre Vorhofsscheidewand. Sie scheidet bei weiterer Ausbildung als Septum atriorum die Vorhofsanlage schließlich in den rechten und linken Vorhof. Beide kommunizieren noch durch eine in dieser Scheidewand nahe ihrer Ursprungsstelle gelegene größere Öffnung, durch das Foramen ovale und mehrere kleinere Lücken. Diese schließen sich durch Endocardwucherungen. Das Foramen ovale wird durch eine rechts von dem Ursprung des Septum atriorum einspringende sichelförmige Leiste, den Limbus foraminis ovalis, zuerst eingeengt und nach der Geburt in Form einer Platte von der rechten Seite her in der Regel vollkommen dadurch geschlossen, daß die linke Fläche dieser Platte mit den Rändern des ovalen Loches verwächst.

Bei den Dipnoern wird nur ein unvollständiges Septum atriorum gebildet, ein etwas vollkommeneres bei Amphibien. Seine Verbindung mit dem Rande des Ostium atrioventriculare commune tritt erst bei den Amnioten ein.

Nun verbinden sich die Omphalomesenterial- und Nabelvenen sowie die Cuvierschen Gänge jederseits zum Sinus venosus und münden durch ihn in den rechten Vorhof (Fig. 263). Diese Mündung wird von zwei Klappenschenkeln (Fig. 267 *A* und 266), der rechten und linken Sinusklappe flankiert. Zuerst entsteht die Klappe an dem rechten Rande der Sinusmündung. Von deren linkem Rande entsteht eine zweite schwächere. Beide vereinigen sich an der dorsalen Vorkammerwand zu einer platten Leiste, dem „Septum spurium" (Fig. 266). Dieses schwindet später beim Menschen dadurch, daß die linke Sinusklappe und das Septum spurium mit dem Septum atriorum ver-

schmelzen. Gleichzeitig schwindet dadurch auch das Spatium interseptovalvulare (Fig. 266). Auch die rechte Sinusklappe bildet sich im Bereiche der Mündung der oberen Hohlvene zurück. An der Mündung der unteren Hohlvene und des Sinus coronarius cordis erhaltene Reste werden zur Valvula venae cavae inferioris und Valvula sinus coronarii.

Durch die Obliteration der Mündungsstücke der linken und rechten Vena umbilicalis und Vena omphalomesenterica sinistra nimmt der Sinus die typische Form eines kranialwärts offenen Hufeisens an (Fig. 265), und man unterscheidet nun an ihm das Sinusquerstück und die beiden die Ductus Cuvieri aufnehmenden Sinushörner. Das rechte

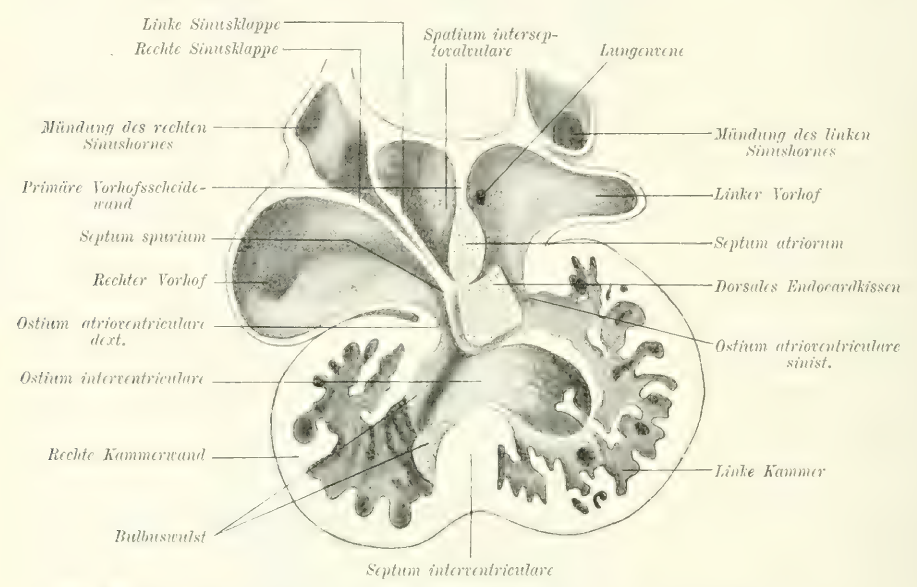


Fig. 266. Modell nach einem Frontalschnitt durch das Herz eines Kaninchenembryos von 5,8 mm Kopflänge. Man sieht in die Höhlensysteme der dorsalen Herzhälfte nach Born.

Sinushorn wird in die Wand des rechten Vorhofs einbezogen. Kranial von der Vereinigungsstelle des rechten Sinushornes mit dem Querstück mündet die inzwischen aus der Vena omphalomesenterica dextra entstandene untere Hohlvene.

Das linke Sinushorn und der linke Ductus Cuvieri obliterieren beim Menschen und vielen Säugetieren bis zur Mündung der ersten aus der Herzwand kommenden und in den Vorhof mündenden Vene. Somit bleibt dann nur das Sinusquerstück als Sinus coronarius cordis dauernd erhalten.

In den linken Vorhof mündet nur ein kleines Gefäß, die kurze mit je zwei Wurzeln von den Lungen kommende Lungenvene.

Wird der Lungenvenenstamm nur teilweise in die Wand der linken Vorkammer einbezogen, so münden die vier Lungenvenen auch beim Erwachsenen durch einen kurzen gemeinsamen Stamm: geht aber der

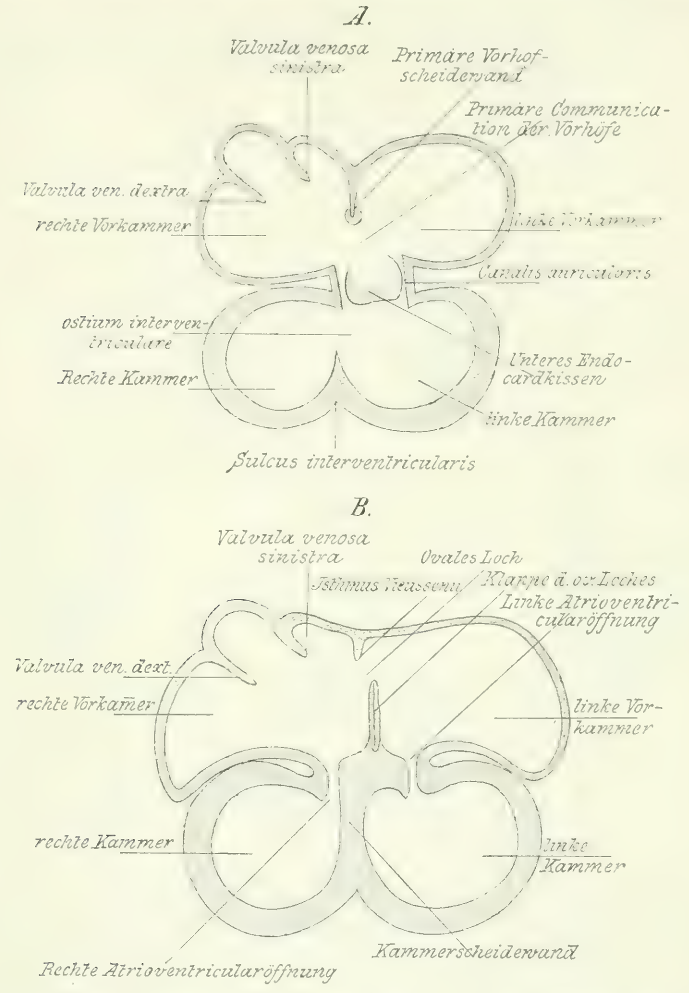


Fig. 267 *A* und *B*. Zwei Schemata zur Herzbildung nach Born. Die Schemata stellen schräg vom Kopfe und der dorsalen Seite her ventralwärts und nach hinten gerichtete Schnitte durch das senkrecht gestellte Herz dar. Die Schnitte gehen durch die Atrioventrikularöffnung, in welche im Schema *A* das untere Endocardkissen eingezeichnet ist. In *B* sind die Endocardkissen verschmolzen gedacht und so deren Schnittfläche angedeutet. Die Trabeculae carneae sind im Interesse der Deutlichkeit weggelassen. In *A* ist das primäre Vorhofsseptum ausgebildet und noch undurchbrochen, in *B* dagegen durchbrochen und mit den verschmolzenen Endocardkissen verwachsen. Die Atrioventrikularöffnungen trennen sich. Der Isthmus Vieussenii bildet sich eben. Das Kammerseptum trennt die Ventrikel vollkommen und verschmilzt mit dem rechten Höcker des Endocardkissens.

Lungenvenenstamm gänzlich in der Wand der rechten Vorkammer auf, so münden sie getrennt, wie es beim Menschen die Norm ist, in die rechte Vorkammer.

Die nach abwärts wachsende Vorhofsscheidewand scheidet schließlich auch den Canalis auricularis oder das Ostium atrioventriculare commune in zwei Öffnungen, die rechte und linke Atrioventrikularöffnung (Fig. 266).

Bald nach dem Auftreten der Vorhofsscheidewand legt sich auch die Kammerscheidewand in Gestalt einer von der kaudalen und

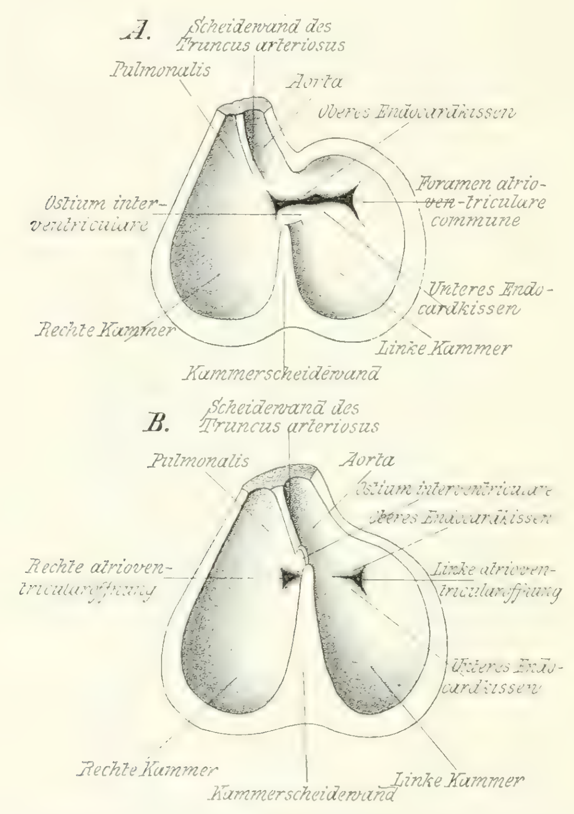


Fig. 268 *A* und *B*. Schemata, welche die Lageverschiebung des Foramen atrioventriculare und die Trennung der Herzkammern und großen Arterien zeigen. Nach Born. Die Ventrikel sind halbiert gedacht. Man sieht in die dorsale Hälfte hinein; Herzbalken etc. sind weggelassen. *A* = Herz eines Kaninchenembryos von 3,5—5,3 mm Kopflänge. *B* = Herz von einem Kaninchenembryo von 7.5 mm Kopflänge.

dorsalen Wand nach der Kammerhöhle zu vorspringenden Falte an. Diese wächst mit ihrem freien nach oben gerichteten Rande gegen den Bulbus arteriosus und die quer gestellte, anfänglich mehr in der linken Kammerhälfte gelegene Atrioventrikularöffnung zu, halbiert diese und verwächst mit deren Rändern gerade der Ansatzstelle der Vorhofsscheidewand gegenüber (Fig. 267 u. 268). Dadurch ist die anfänglich einfache Atrioventrikularöffnung ebenfalls in eine rechte und linke Atrioventrikularöffnung geschieden worden, durch welche das

Blut aus den Vorhöfen in die linke und rechte Herzkammer geleitet wird (Fig. 267 *B*).

Beim Krokodil bleibt zeitlebens eine Kommunikation als Foramen Panizzae zwischen beiden Kammern bestehen. Bei den Beuteltieren schließt sie sich erst einige Zeit nach der Geburt. Bei den placentalen Säugern wird abnormerweise ein Defekt der Kammerscheidewand als Hemmungsbildung beobachtet.

Wulstige, teils von der Scheidewand vorspringende, teils den lateralen Rand der Öffnungen umsäumende Endocardverdickungen, die Endocardkissen (Fig. 267 *A* u. 268), umschließen die anfänglich engen Atrioventrikularöffnungen. Subendocardiale Zellanhäufungen erfüllen den Raum zwischen Endo- und Myocard und bilden die erste Anlage der Bulbuswülste. Die Atrioventrikularklappen bilden sich zum Teil aus den verschmolzenen Endocardkissen, zum Teil aus dem im Bereiche der Atrioventrikularöffnungen mit der Kammerwand durch Muskelbalken verbundenen und vom Blute unterwühlten Myocardium (Fig. 269).

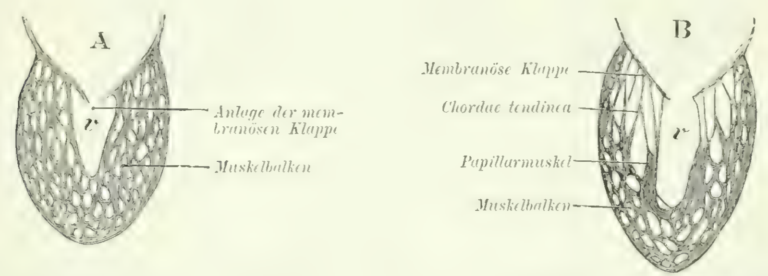


Fig. 269. Zwei Schemata zur Entstehung der Atrioventrikularklappen nach Gegenbaur. *v* = Ventrikel.

Die Muskelwand des Herzens besteht bei niederen Wirbeltieren zeitlebens aus zahlreichen Muskelbalken und bleibt spongiös. Bei den Säugetieren dagegen verdicken sich die Muskelbalken und verdrängen gleichzeitig die zwischen ihnen gelegenen Buchten und Spalten. Der periphere Teil des Myocardiums wird so immer dichter, während die Balken gegen die Atrioventrikularöffnung zu immer dünner und damit die zwischen ihnen gelegenen Spalten immer weiter werden. Unter Rückbildung der Muskelbalken entstehen endlich aus dem noch erhaltenen interstitiellen Bindegewebe sehnige Platten, welche zusamt den an ihrem Insertionsrand befindlichen Resten der Endocardwülste zu den Atrioventrikularklappen werden.

Bei vielen Säugetieren, namentlich aber beim Pferde und Rinde, mitunter auch beim Menschen, finden sich noch mehr oder minder ansehnliche Muskelreste zeitlebens in den Zipfeln der Atrioventrikularklappen vor.

Auch die an der unteren Fläche der Klappen sich ansetzenden Muskelbalken wandeln sich unter Schwund ihrer Muskelfasern in die Sehnenfäden um, und nur ihre am Herzfleische der Kammer

befindlichen Enden verdicken und erhalten sich als Papillarmuskeln. Die Buchten und Balken des fertigen Herzens sind Reste des primitiven, großenteils rückgebildeten Balkennetzes des embryonalen Herzens.

Im Truncus arteriosus entstehen zwei mit ihren Kanten verschmelzende Längsleisten. Sie wachsen von oben gegen das Herz zu als eine Scheidewand, welche sich nach abwärts mit der Kammerscheidewand verbindet (Fig. 268). Diese Verbindungsstelle entspricht dem dünnen Septum membranaceum des fertigen Herzens. Äußerlich wird die durch Bildung dieser Scheidewand vollzogene

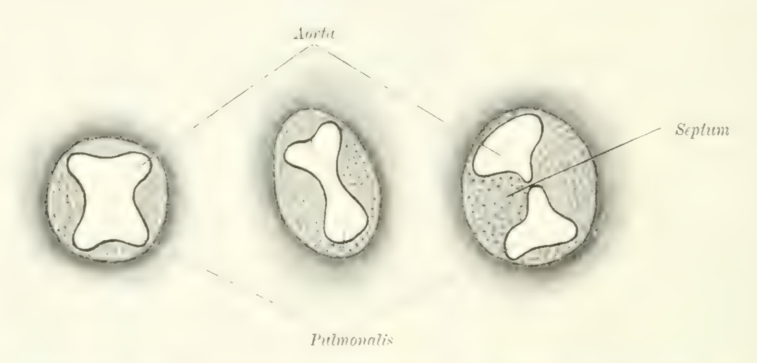


Fig. 270. Querschnitt durch die Semilunarklappenanlage eines menschlichen Embryos von 11,5 mm Nackensteißlänge nach His. Scheidung in Aorta und Pulmonalis.

Trennung des Arterienkegels in Aorta und Lungenarterie durch je eine Längsfurche markiert, welche sich vertieft, endlich beide Gefäße völlig scheidet und die Aorta der linken, die Lungenarterie der rechten Herzkammer zuteilt (Fig. 261).

Noch vor dieser Trennung des Truncus arteriosus legen sich in demselben, und zwar im Bereiche des Fretum Halleri, die Semilunarklappen in Form von vier aus Gallertgewebe bestehenden und mit Endothel überzogenen Wülsten an (Fig. 270).

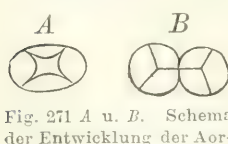


Fig. 271 *A* u. *B*. Schema der Entwicklung der Aorten- u. Pulmonalklappen nach Gegenbaur.

Durch die sich am Truncus arteriosus vollziehende Scheidung werden zwei derselben halbiert (Fig. 271) und so jedem Gefäße je drei Klappen zugeteilt, welche durch Schrumpfung des Gallertgewebes ihre definitive taschenartige Form erhalten.

Die im Faserring des Aortenursprungs bei vielen Wiederkäuern vorfindlichen Herzknochen entstehen durch eine nach dem ersten Jahre einsetzende Verknöcherung der an dieser Stelle gelegenen „Herzknorpel“.

Die Bildung des Zwerchfells und die Scheidung der Pleuropericardialhöhle in Herzbeutel- und Brusthöhle sowie deren Abtrennung vom Cölom.

Bei niederen Wirbeltieren (Selachiern) reicht die Leibeshöhle bis in den visceralen Teil der Kopfanlage und gliedert sich dort in die Schlundbogenhöhlen. Nach der Rückbildung dieser bildet der letzte Schlundbogen die kraniale Cölomgrenze. Kaudalwärts reicht das Cölom bis in die Schwanzwurzel. Diese ausgedehnte Höhle wird dann durch das Zwerchfell dauernd in die Brust- und Bauchhöhle geschieden.

Durch die Entwicklung des Herzens ist, wie wir sahen, die Pleuropericardialhöhle erweitert und ihre ventrale Wand beträchtlich vorgewölbt worden. Ihre ursprünglich weite Kommunikation mit der Bauchhöhle wird nun durch eine Querfalte, welche das Mündungsstück der Vena omphalomeseraica zum Herzen leitet, und in welcher später sämtliche in die Sinus venosus des Herzens mündende Venen verlaufen, allmählich eingeengt (Fig. 262 und 252). Diese als Septum transversum in querer Richtung die beiden Seitenwandungen des Rumpfes verbindende und zwischen den Venensinus und dem Magen gelegene Scheidewand hängt auch noch mit dem ventralen Gekröse des Darms zusammen. Durch das Einwachsen der Leberanlage vom ventralen Mesenterium aus wird das Septum transversum verdickt und zerfällt in zwei Teile. Der ventrale schließt die beiden wulstigen Leberlappen ein, der dorsale dient als Brücke für die zum Herzen verlaufenden Venen und wird als primäres Zwerchfell bezeichnet. Aus der Pleuropericardialhöhle führen jetzt an Stelle der ursprünglich weiten Kommunikation (Fig. 252) nur mehr zwei enge Kanäle, die Ductus pleuropericardiaci, rechts und links von dem durch sein dorsales Gekröse an der Rumpfwand angehefteten Darmrohr in die Bauchhöhle. In diese Kanäle wachsen die aus der ventralen Darmwand hervorsprossenden Lungenanlagen ein. Nun müssen erstere als Brust- oder Pleurahöhlen von dem ventral von ihnen gelegenen, das Herz umschließenden Raum oder der Herzbeutelhöhle unterschieden werden.

Der Abschluß der Herzbeutelhöhle gegen die dorsal von ihr gelegenen Pleurahöhlen vollzieht sich parallel einer Wanderung der Cuvierschen Gänge. Aus der Vereinigung der Jugular- und Cardinalvenen entstanden und beiderseits an der lateralen Rumpfwand ventralwärts zum Septum transversum verlaufend, wölben sie das Brustfell als „Herzbeutelfalte“ gegen die Herzbeutelhöhle vor. Diese Herzbeutelfalten werden nun durch die zusammenrückenden Ductus Cuvieri immer mehr nach innen vorgeschoben und damit die Verbindung zwischen der Herzbeutelhöhle und den beiden Brusthöhlen stetig verengt. Schließlich erreichen dann die freien Ränder der Falten das Mediastinum dorsale, welches die Speiseröhre enthält und verschmelzen mit ihm. Dadurch

sind die Pleurahöhlen von der Herzbeutelhöhle völlig getrennt worden, und die aus den Cuvierschen Gängen entstandene obere Hohlvene liegt nicht mehr in der Seitenwand des Rumpfes, sondern im Mediastinum.

Erst nachdem die Lungenanlagen in die Pleurahöhlen eingewachsen sind und die kopfwärts gewendete Leberfläche erreicht haben, vollzieht sich die Trennung der Pleurahöhlen von der Bauchhöhle durch Falten, welche von der seitlichen und dorsalen Rumpfwand vorspringen und mit dem Septum transversum verschmelzend den dorsalen Zwerchfellteil bilden. Der ventrale Teil desselben wird, wie wir sahen, durch das Septum transversum gebildet.

Mangelhafte Vereinigung des dorsalen und ventralen Teils der Zwerchfellanlage führt zur Bildung einer angeborenen Zwerchfellspalte, durch welche Darmschlingen aus der Bauchhöhle in die Brusthöhle eindringen können (angeborene Zwerchfellshernie).

Mit dem weiteren Wachstum der Lungen werden die anfänglich engen Pleurahöhlen immer geräumiger, und das Herz mit seinen Gefäßstämmen wird mit der Zwerchfellanlage aus seiner ursprünglichen, ventral von der Halsregion gelegenen Bildungsstelle immer mehr kaudal verschoben und seiner definitiven Lage näher gerückt. Dadurch, daß die Pleurahöhlen sich durch eine medianwärts vorwachsende Pleurafalte auch ventralwärts beträchtlich erweitern, spalten sie die Herzbeutelwand vom lateralen und sternalen Teile der Brustwand und ebenso von der Brustfläche des Zwerchfells in nur geringem (Raubtiere, Schweine) oder vollständigerem Grade (Equiden, Wiederkäuer, Mensch) ab. Mit dem Sternum bleibt der Herzbeutel entweder durch straffes Bindegewebe (Mensch) oder durch ein elastisches Band das Ligamentum sternopericardiacum (Fleischfresser) verbunden.

Die anfänglich mit der Leberfläche des Zwerchfells verbundene Leber trennt sich nachträglich durch eine zwischen ihr und dem Zwerchfell einspringende Bauchfellfalte bis auf das Ligamentum suspensorium und bis auf den durch das Kranzband bewerkstelligten Zusammenhang beider ab. Unterbleibt diese Abgrenzung, dann findet man in sehr seltenen Fällen Lebersubstanzmassen zwischen den Muskelbündeln des Zwerchfells auch noch beim Erwachsenen.

Die Muskulatur des Zwerchfells sproßt als Abkömmling von zwei Halsmyotomen von der Rumpfwand aus in das bindegewebige primitive Zwerchfell ein und scheidet dieses in ein oberes Blatt, die Pleura diaphragmatica und ein unteres, den Peritonalüberzug des Zwerchfelles. Der sehnige Teil ist, wie es scheint, als ein sich erhaltender Rest der primitiven bindegewebigen Anlage aufzufassen. Die mit der Senkung des Herzens in die Brusthöhle sich gleichzeitig vollziehende Wanderung des Zwerchfells erklärt den eigentümlichen Verlauf des Zwerchfellnerven, dessen Enden vom herabrückenden Zwerchfell mitgenommen werden.

b) Die Entwicklung der Arterien

geht schon bei menschlichen Embryonen der dritten Woche vorwiegend vom Truncus arteriosus aus, an welchem sich hinter den beiden uns schon bekannten, in die beiden primitiven Aorten führenden Arterienbogen mit weiterer Ausbildung der Schlundbogen noch fünf weitere ausbilden, so daß als im ganzen auch beim Menschen nacheinander sechs arterielle Bogen angelegt werden. Niemals aber bestehen diese sechs primitiven Arterienbogen in voller Zahl gleichzeitig nebeneinander, denn während die kaudalwärts gelegenen entstehen, bilden sich schon die kranialwärts angelegten wieder zurück (Fig. 261). Da auch der fünfte in der Reihe sehr früh der Rückbildung unterliegt, so

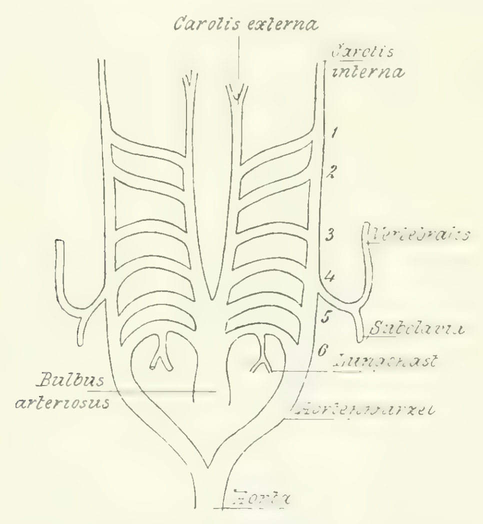


Fig. 272. Schema der Arterienbogen in Dorsalansicht.

entspricht der spätere fünfte eigentlich dem sechsten primitiven Bogen (Fig. 272).

Die Entwicklung der Schlagadern und Venen ist anfänglich eine nach Anordnung und Kaliber vollkommen paarig symmetrische und im Bereiche des Rumpfes in Form der Intersegmentalarterien vollkommen metamere. Es bestehen richtige Angiomeren. Diese Symmetrie und Metamerie wird aber sehr bald derartig verwischt, daß nur der Kundige da und dort noch Spuren der primitiven Verhältnisse zu erkennen vermag. Wiederholte Umwandlungen teils durch Verschmelzung paariger Stämme (z. B. der primitiven Aorten) zu einem unpaaren Stamme oder durch Aus- und Rückbildung von Organen bedingen veränderte Stromverhältnisse und führen zu wiederholten Veränderungen in der Anordnung der Blutgefäße. Ursprünglich nebensächliche Anastomosen können dabei zu

Hauptbahnen, frühere Hauptbahnen zu Nebenbahnen werden oder gänzlich schwinden. Im fertigen Zustande liegt die Hauptschlagader links, die Vena cava superior und inferior rechts von der Medianebene. Die ursprüngliche Angiomerie ist nur noch in der Intercostal- und Lumbalarterie auf den ersten Blick erkennbar.

Stets aber vollziehen sich die Wandlungen im Gefäßsystem in typischer durch Vererbung und Anpassung geregelter Weise. Niemals sondern sich die bleibenden Gefäße aus einem primitiven indifferenten Gefäßnetze in regel- und gesetzloser Weise.

Aus dem ventral vom Schlunddarm gelegenen Bulbus arteriosus entspringend umfassen die Arterienbogen, zum Teil in den Visceralbogen — deren äußerlich sichtbare Zahl bei allen Säugetieren geringer als die der Arterienbogen ist — verlaufend, die Kopfdarmhöhle und vereinigen sich dorsal von dieser zu den beiden primitiven Aorten. Diese rücken sich sehr bald näher und verschmelzen schon früh (siehe Fig. 106 und 261) zu der unpaaren, ventral von der Chorda verlaufenden Aorta.

Das im Bereiche des Kopfes gelegene Gefäßgebiet besteht dann (Fig. 272):

1. aus dem Truncus oder Bulbus arteriosus; dieser teilt sich
2. in zwei ventrale Längsstämme, aus denen
3. die sechs primitiven Aortenbogen entspringen, und
4. je zwei dorsalen Längsstämmen, den Aortenwurzeln, welche das Blut aus den Arterienbogen sammeln und in die ventral von der Chorda dorsalis gelegenen
5. primitiven Aorten leiten.
6. Die primitiven Aorten verschmelzen der Länge nach zur Aorta, deren Endstück bei Organismen mit reduziertem Schwanze die unbedeutende A. sacralis media (Mensch), bei Tieren mit entwickeltem Schwanze eine mehr oder minder starke Arteria caudalis bildet.

Zu benachbarten Organen gehen als wichtige Stämme einmal die aus dem Anfange des ersten Bogens entspringende Carotis externa zum Ober- und Unterkiefer sowie zum Gesicht und Halse, dann die ebenfalls aus dem ersten Bogen, aber an dessen Mündung in das dorsale Längsgefäß abgehende Carotis interna, welche Gehirn und Augapfel (Art. Ophthalmica) versorgt. Ein von der dorsalen Strecke des vierten Bogens entspringender Ast endlich teilt sich in die zum Gehirn und Rückenmark ziehende Vertebralis und die Subclavia für die Brustgliedmaße. Das sechste Bogenpaar entsendet kleine Zweige zu den in Bildung begriffenen Lungen.

Bei den Wasser atmenden Anamnien verlaufen die Arterienbogen in den Kiemenbogen und lösen sich in das respiratorische Kapillarnetz der an denselben entstandenen Kiemenblättchen auf. Aus ihnen fließt dann das arteriell gewordene

Blut durch die Kiemenvenen in die Aorta. Bei den Amnioten kommt es zwar noch zur Anlage einer freilich schon beschränkten Zahl von Kiemenbogen, niemals aber zur Entwicklung von Kiemen. Die Arterienbogen scheiden sich also auch nicht in Kiemenarterien und -Venen und bilden kein respiratorisches Netz.

Die früh eintretende Rückbildung der Kiemenbogen veranlaßt auch Rückbildungen und Umwandlungen der primitiven Arterienbogen, während gleichzeitig deren anfänglich streng symmetrische Anordnung verwischt wird.

Der erste und zweite primitive Arterienbogen schwindet nämlich beiderseits bis auf den zugehörigen, das Blut in die Carotis externa leitenden ventralen Längsstamm (Fig. 273).

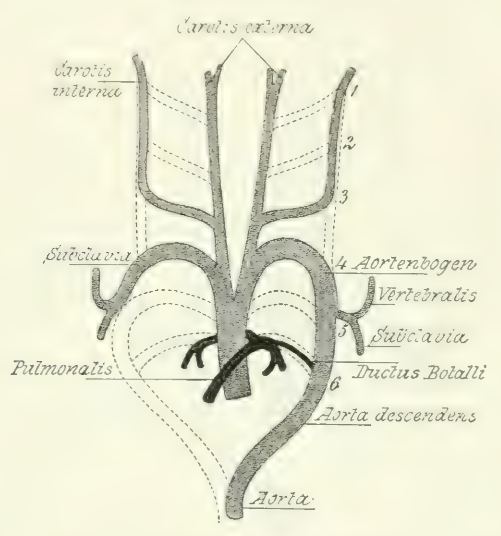


Fig. 273. Schema der Umwandlung der Arterienbogen in Ventralansicht.

Der dritte Bogen bleibt zwar erhalten, verliert jedoch seinen dorsalen Zusammenhang mit dem Dorsalende des vierten. Er muß demnach sein Blut in die Carotis interna leiten und wird zu deren Anfangsstück, welches sie mit der Carotis externa verbindet (Fig. 273).

Der vierte Bogen erfährt eine asymmetrische Ausbildung. Er verliert rechts — der fünfte primitive Arterienbogen ist inzwischen beiderseits vollständig verschwunden — seinen Zusammenhang mit dem Dorsalende des sechsten Bogens und wird zur rechten Schlüsselbeinarterie oder Subclavia. Auf der linken Seite dagegen behält der vierte Bogen seinen Zusammenhang mit dem sechsten. Beide erweitern sich beträchtlich und bilden zusammen den Arcus Aortae, von welchem nun die linke Schlüsselbeinarterie als Seitenzweig erscheint (Fig. 273). Das kurze, zwischen dem Aortenbogen und der Ursprungsstelle der rechten Carotis communis gelegene Stück des

vierten rechten Arterienbogens heißt Truncus brachiocephalicus primitivus.

Inzwischen hat sich auch der Bulbus arteriosus der Länge nach geschieden, und der ganze Arcus aortae ist dadurch der linken Herzkammer zugeteilt worden und wird von dieser gespeist (s. Fig. 268 *A* u. *B*).

Der fünfte Bogen schwindet beiderseitig früher wie der erste und zweite.

Vom sechsten Bogen erhalten sich die oben erwähnten beiderseitigen Lungengefäße und bilden mit dem zum Bulbus arteriosus gehenden ventralen Bogenstück die Lungenarterie, deren Stamm nach der Längsspaltung des Bulbus arteriosus vom rechten Ventrikel sein Blut erhält (Fig. 268). Das rechts gelegene dorsale Stück

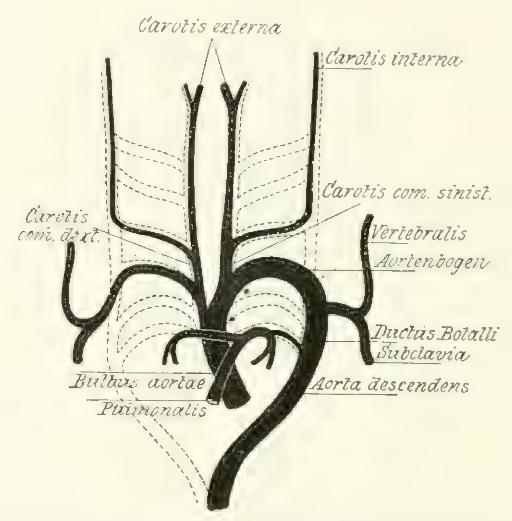


Fig. 274. Schema der weiteren Umwandlung der Arterienbögen nach Boas. Ventralansicht.

des sechsten Bogens bildet sich samt dem rechten Aortenstamm zurück. Das links gelegene dagegen erhält sich und verbindet als Ductus arteriosus oder Botalli den Stamm der Lungenarterie mit dem absteigenden Schenkel des Aortenbogens (Fig. 274). Der Stamm der Lungenarterie, welcher aus dem vom Bulbus arteriosus abgespaltenen Stücke einerseits und aus je einem kurzen ventralen Stück des sechsten Arterienbogens anderseits hervorging, ist während des Fetallebens sehr unbedeutend und leitet, da die Lungen im Embryo noch nicht funktionieren, nur eine ganz geringe Blutmenge zur Lunge. Der größte Teil des aus der rechten Herzkammer in ihn strömenden Blutes fließt durch den Ductus arteriosus direkt in den Aortenbogen.

Mit dem Eintritt der Lungenatmung nach der Geburt geht das Blut durch die Lungenarterie zur Lunge. Die Lungenarterie wird dadurch

erweitert, während der von seiner Funktion entlastete Ductus arteriosus kollabiert und durch eine von seinem Angiothel und der Accessoria ausgehende Bindegewebswucherung in einen soliden Strang, das Ligamentum arteriosum umgewandelt wird. Nur ausnahmsweise behält der Ductus arteriosus auch nach der Geburt noch seine Lichtung.

Die links gelegenen, zum Aortenbogen umgestalteten Gefäßbogenreste übertreffen sehr bald jene der rechten Seite an Größe, und diese erscheinen dann nur als Seitenäste des Aortenbogens, mit welchem sie nur durch den gemeinsamen in die rechte Carotis communis und Subclavia zerfallenden Stamm, den Truncus brachiocephalicus zusammenhängen. Die linke Carotis communis und Subclavia erscheinen als direkte Zweige des Aortenbogens (Fig. 273 u. 274).

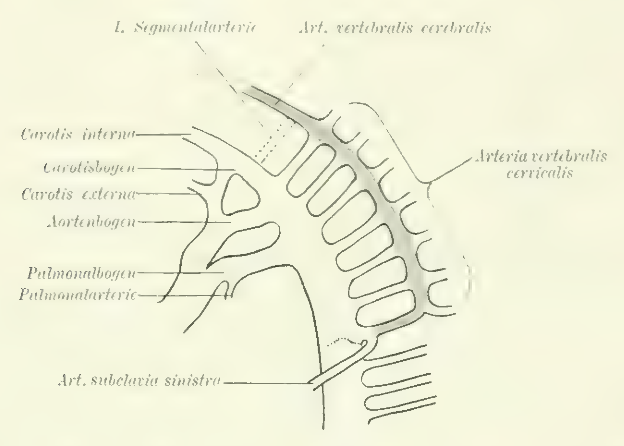


Fig. 275. Profilkonstruktion der Entwicklung der A. vertebralis des Kaninchens nach Hochstetter.

Durch die Senkung des Herzens werden die beiden Carotiden bedeutend verlängert. Auch ihr anfangs kurzer Stamm verlängert sich beträchtlich und wird zur Carotis communis. Die Carotides internae versorgen zuerst nahezu den ganzen Kopf mit Blut (siehe Fig. 261). In der Mittelhirnbeuge kaudalwärts umbiegend, setzen sie sich in zwei an der Basalseite des Rautenhirns kaudalwärts verlaufende Arterien fort, welche später zum vorderen Teil der Arteria basilaris verschmelzen. Die äußeren Carotiden verbreiten sich anfänglich nur im Gebiete des Zungenbein- und Kieferbogens.

Die Arteria vertebralis legt sich jederseits im Kopfgebiete aus zwei aus den Aortenwurzeln entspringenden Segmentalarterien an, deren erste bald wieder schwindet, während die zweite zur Wurzel des cerebralen Stückes der Arteria vertebralis wird. Sie verschmilzt an der Hirnbasis mit der homologen Arterie der anderen Seite zum hinteren Abschnitt der Arteria basilaris.

Mit der Verschiebung der Aortenbogen in kaudaler Richtung bildet sich eine in den Lücken zwischen den Halsrippenrudimenten und den Querfortsätzen der ersten sechs Halswirbel gelegene Anastomosenkette aus, welche die segmentalen Arterien des Halses miteinander verbindet. Sie entspringt nach Rückbildung der übrigen Segmentalarterien des Halses aus der sechsten Segmentalarterie und bildet kopfwärts in den Cerebralteil der Arteria vertebralis übergehend deren Cervicalstück.

Auch die Arterien des siebenten Hals- und ersten Brustsegmentes schwinden, nachdem die Arteria intercostalis suprema aus der Subclavia hervorgesproßt ist (Fig. 275).

Die Arteria mammaria interna und epigastrica inferior gehen aus Längsanastomosen zwischen den ventralen Ästen der Segmentalarterien der Brust- und Lendengegend hervor.

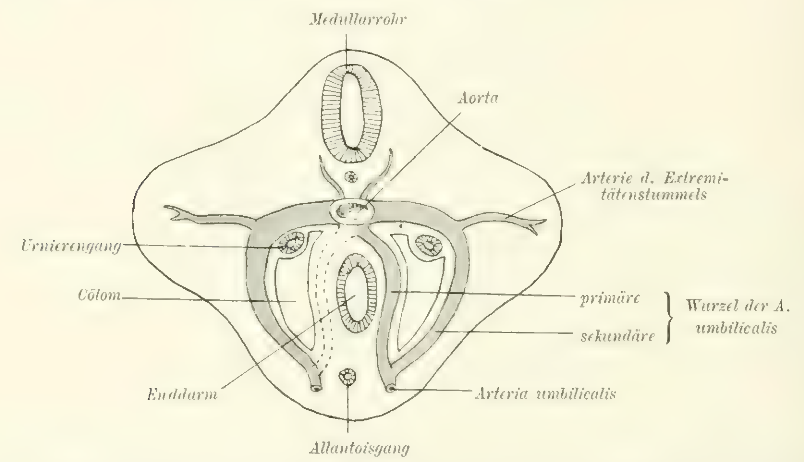


Fig. 276. Schema zur Entwicklung der aus der Arterie der Beckengliedmaße entstehenden sekundären Wurzeln der Art. umbilicalis beim Kaninchen mit einer kleinen Veränderung nach Hochstetter. Rechts Ausbildung der Anastomose, links Rückbildung der primären Wurzeln der Art. umbilicalis.

Die Intercostal- und Lumbalarterien entstehen als paarige Äste der Aorta descendens aus Segmentalarterien.

Die Arterie der Brustgliedmaße, die Arteria subclavia, ist die Verlängerung der dem sechsten Halswirbel entsprechenden Segmentalarterie. Sie begleitet in der Achse des Oberarms den Nervus medianus, verläuft zwischen der Anlage beider Vorarmknochen und tritt im Bereiche der antibrachialen Carpalknochen zum Handteller. Dieser Stamm bleibt bei den meisten Amnioten als Arteria interossea interna erhalten. Neben ihr entwickelt sich eine den Nervus medianus im Vorarme begleitende Arterie, die beim Menschen neben der Arteria interossea als Arteria mediana bestehen bleiben kann. Die Arteria radialis, ulnaris und interossea externa sind weiter ausgebildete Seitenzweige der primären Armarterie.

Die ursprünglich einfache primäre Arterie der Beckengliedmaße entwickelt sich wahrscheinlich auch aus einer segmentalen Lendenarterie. Sie versorgt zuerst nur den Extremitätenhöcker. Bald aber geht von ihr auch die Nabelarterie ab. Beide primäre Nabelarterien entspringen zuerst als ventrale Aortenäste, verlaufen zuerst durch das dorsale Darmgekröse, den Enddarm gabelartig umfassend, zur ventralen Leibeswand und von da den Allantoisstiel flankierend zur Placentaranlage. Sehr bald aber anastomosieren sie nach kurzem Verlaufe mit der Wurzel der Arterie der Beckengliedmaße. Dann bilden sich diese sekundären Stämme der Arteriae umbilicales aus, während die primären schwinden. Dadurch haben die Nabelarterien und die Arterien der Beckengliedmaße jederseits einen gemeinsamen Stamm erhalten (Fig. 276).

Die primäre Hauptarterie der unteren Extremität folgt nach ihrem Austritt aus dem Becken dorsal dem Nervus ischiadicus, geht zwischen den Anlagen beider Unterschenkelknochen zum Fußrücken und dann zwischen den Knorpeln der Tarsalreihe zur Fußsohle. Eine zweite Arterie entspringt aus dem Beckenstücke der Arteria ischiadica als Arteria iliaca, zieht außerhalb des Beckens als Arteria femoralis am Hüftgelenke vorbei zur medialen Seite des Oberschenkels, dringt in die Kniekehle ein und anastomosiert hier mit der Arteria ischiadica. Sie wird zur Hauptarterie der unteren Extremität. Die primäre Unterschenkelarterie verfällt nach dem Auftreten der Arteria tibialis anterior, posterior und Arteria peronea bis auf ein dünnes Stück, das im Bereiche des Oberschenkels als Arteria ischiadica bestehen bleibt, der Rückbildung.

Arterien des Darmkanals und der Nabelblase.

Die anfänglich zahlreichen segmentalen (Hund, Mensch) Nabelblasenarterien entspringen nach Verschmelzung der primitiven Aorten zur einfachen bleibenden Aorta aus dieser. Sie bilden sich aber später bis auf zwei zurück, deren rechte endlich allein übrig bleibt und das Blut zur Nabelblase leitet. Mit der Entfernung der Darmanlage von der Wirbelsäule vereinigen sich diese beiden Omphalomesenterialarterien zu einem Stamm, der sich nach kurzem Verlaufe abermals in zwei Zweige teilt. Sie umfassen das nun geschlossene Darmrohr und verbinden sich an seiner Ventralseite um den Darm zu einem Ring. Dann bildet sich der linke Schenkel des Ringes zurück, und der unpaare Stamm zieht nun rechts am Darm vorbei zum Nabel. Mit Rückbildung der Nabelblasengefäße schwindet auch die Arteria omphalomeseraica bis auf den im Mesenterium erhaltenen Stamm, welcher Zweige zum Darm abgibt und zum Stamme der Arteria meseraica superior wird.

Die Arteria coeliaca und die Arteria mesenteria inferior entstehen als selbständige Äste der Bauchaorta.

Die Arterien des Exkretionssystems und der Keimstöcke erleiden mancherlei Umbildungen. Zunächst erhält jeder Urnierenglomerulus seine eigene Arterie aus der Bauchaorta (Fig. 101). Später tritt eine Reduktion dieser segmentalen Urnierenarterien ein, während neue Zweige aus anderen Urnierenarterien in die Keimstöcke einwachsen. Nach Rückbildung der Urniere bleibt beiderseits von diesen Arterien nur je eine als Arterie des Hodens und Nebenhodens oder des Eierstocks und Eileiters erhalten.

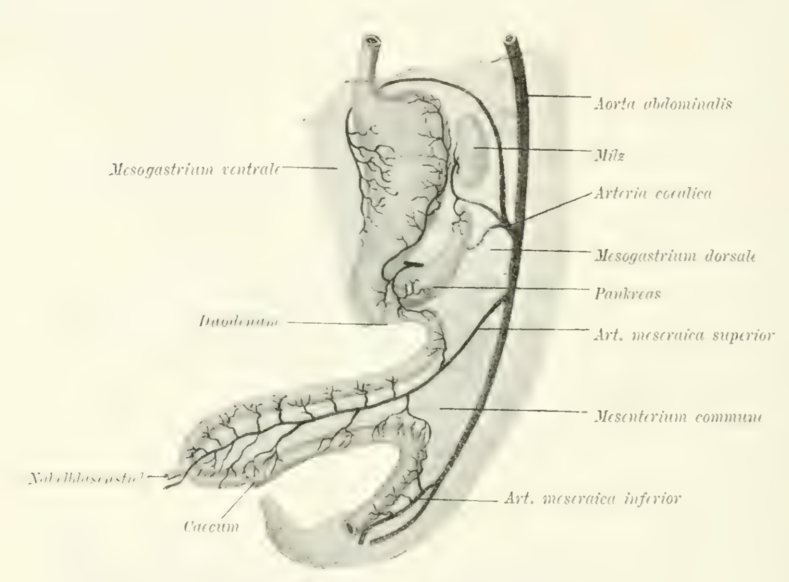


Fig. 277. Entwicklung der Art. des Magendarmtractus nach Toldt.

Die Nierenarterien kommen bei den Säugetieren, nachdem die Nieren ihre bleibende Lage in der Lendenregion eingenommen haben, direkt aus der Aorta.

Oft sind die Nierenarterien in mehrere schwächere Äste zerfallen. Ich habe in einem Falle sechs rechtsseitig und vier linksseitig beim Menschen gefunden. Bei tiefstehenden Nieren entspringt auch die Nierenarterie aus tiefer gelegenen Aortengebieten oder gar als Arteria iliorenalis aus der Iliaca.

Die komplizierte Entwicklung des Arteriensystems erklärt auch dessen zahlreiche beim erwachsenen Menschen vorkommende Anomalien, die meist als Tierähnlichkeiten und Hemmungsbildungen zu betrachten sind (z. B. Bestehenbleiben eines rechten und linken Aortenbogens, wie bei Reptilien; Ursprung der Carotis sinistra aus dem Truncus anonymus z. B. beim Schweine, manchen Affen und Insektenfressern). Andere Anomalien entstehen durch Teilung sonst einheitlicher Arterienstämme oder abnorme Verschmelzung sonst geteilter Äste. Wieder andere sind noch nicht mit Sicherheit gedeutet.

c) Entwicklung der Venen.

Hauptvenen der Embryonalanhänge sind die Dotter- oder Nabelblasenvenen (Venae omphalomesentericae) und die Nabelvenen (Venae umbilicales), welche bei dem Menschen, Affen und

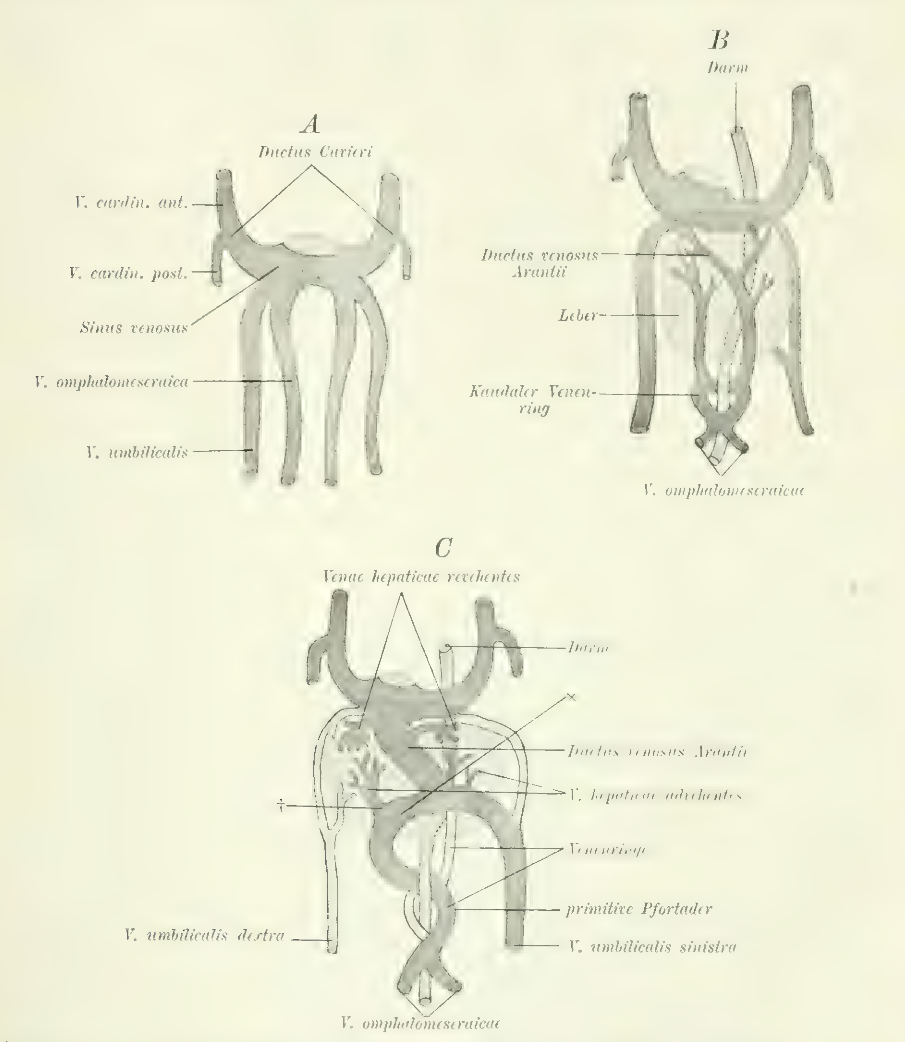


Fig. 278 *A, B, C.* Drei Schematas zur Entwicklung der großen Venenstämme von Säugetierembryonen nach Hochstetter. Etwas vergrößert.

manchen Insektivoren zuerst durch den Bauchstiel, dann aber wie bei den übrigen Amnioten durch den Nabelstrang von dem Dottersack oder der Nabelblase und von der Allantois beziehungsweise von der Placenta her in den Embryonalkörper eintreten. Diese Venen übertreffen nach Blutgehalt und Ausbreitungsgebiet entweder nur vorübergehend oder

dauernd die Körpervenen des Embryos ganz bedeutend. Körpervenen sind die beiden Kardinalvenen und ihre Vereinigung, der Ductus Cuvieri, der Ductus venosus (Arantii) und später die Hohlvenenanlagen.

Schon nach der dritten Embryonalwoche ist jederseits bei menschlichen Embryonen eine Vena cardinalis superior ausgebildet, welche das Blut aus dem Kopfe der vorderen und mittleren Hirnteile und der Augenanlage sammelnd dorsal von den Schlundspalten bis in die Gegend der Extremitätenstummel verläuft (Fig. 261). Sie vereinigt sich dann herzwärts umbiegend jederseits mit der das Blut aus der hinteren Rumpfwand, der Beckenhöhle, den Urnieren- und den Beckengliedmaßen abführenden und vom Schwanzende her in der dorsalen Rumpfwand verlaufenden Vena cardinalis inferior (Fig. 261) zu den kurzen Ductus Cuvieri. Aus dem Ductus Cuvieri gehen später die anfänglich paarigen oberen Hohlvenen hervor (Fig. 278).

Durch Vereinigung der Ductus Cuvieri mit den Dottersack- und Nabelvenen entsteht der unmittelbar zwischen Septum transversum und Vorhof gelegene in das Herz mündende Sinus venosus.

Diese symmetrische, bei den Fischen zeitlebens bestehende Anlage der Körpervenen erfährt bei den höheren Wirbeltieren durch Einbeziehung des Venensinus in die Herzvorkammer, vor allem aber durch die Ausbildung der unpaaren Vena cava superior aus den paarigen Cuvierschen Gängen mehrfache und bedeutende Umgestaltungen, die gleichzeitig eine Überleitung des Blutes von der rechten auf die linke Körperhälfte bedingen. Außerdem führt die Entwicklung der Leber, die Rückbildung der Nabelblase und die Ausbildung des Darmes und seiner Gefäße zur Entwicklung des Pfortadersystems. Schildern wir zunächst die Entwicklung der Vena jugularis interna und externa der Vena cava superior sowie der Sinus der Pachymeninx.

Neben der Vena cardinalis anterior tritt sehr bald noch eine laterale Blutbahn, die Vena capitis lateralis auf. Sie sammelt die Venen des Hinterhirns und die Wurzeläste der in diesem Gebiete bald schwindenden Vena cardinalis superior. Eine Reihe weiterer Veränderungen führt unter Anastomosenbildung dazu, daß ein Teil des Hirnblutes nach Ausbildung des Knorpelschädels durch das Foramen jugulare, ein anderer durch einen neben dem Nervus facialis gelegenen Venenkanal abfließt. Die Vena jugularis interna entsteht vom Foramen jugulare ab in ihrem oberen Teil aus dem Reste der Vena capitis lateralis, in ihrem unteren aus dem mit dieser verschmolzenen und erhaltenen Teil der sonst rückgebildeten Vena cardinalis anterior. Die Vena jugularis externa bildet sich später und unabhängig von der Vena jugularis interna aus der mit der Vena Ophthalmica anastomosierenden Vena facialis anterior und einer aus der Ohrgegend kommenden Vene. Beide Jugularvenen verschmelzen zur Vena

jugularis communis, in welche die Vena subclavia mündet. Die anfänglich paarigen beiden Venae cavae superiores entstehen aus

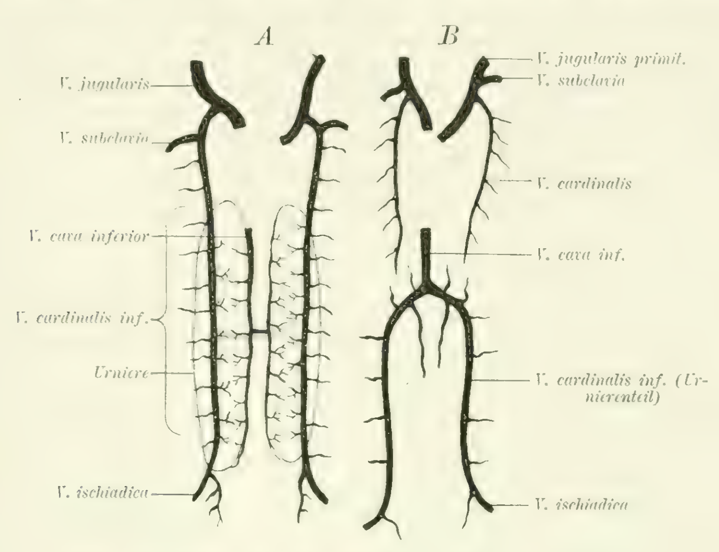


Fig. 279 *A* und *B*. Schema des Venensystems des menschlichen Embryos auf den beiden ersten Entwicklungsstufen nach J. Kollmann.

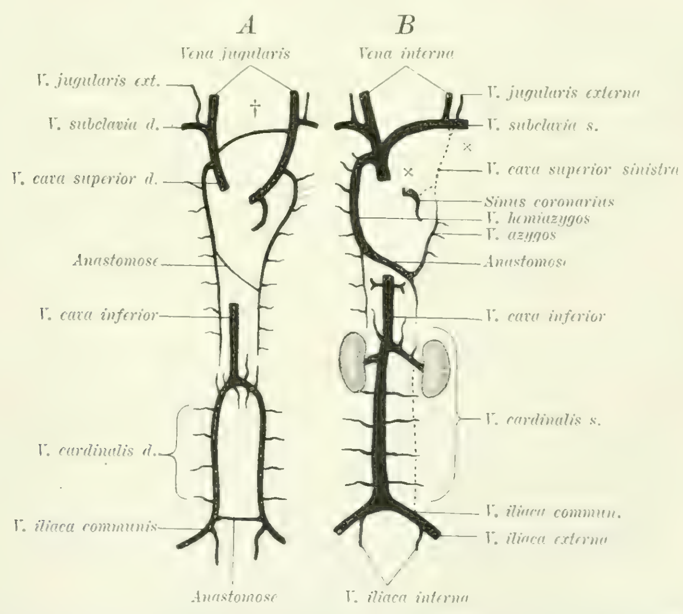


Fig. 280 *A* und *B*. Schema des Venensystems des menschlichen Embryos auf den letzten Entwicklungsstufen nach J. Kollmann. † Verbindungsgefäß zwischen den V. cardinalis.

dem Endstück der Vena jugularis primitiva und den Cuvierschen Gängen. Beide Hohlvenen verbinden sich durch eine Quer-

anastomose (Fig. 280 *A* †). Sie bleibt als Vena anonyma sinistra erhalten, während die Vena cava sinistra bei vielen Säugetieren und auch beim Menschen bis auf ihr in den Sinus coronarius mündendes Endstück schwindet (Fig. 280 *B*).

Das Vorhandensein einer doppelten oberen Hohlvene im Erwachsenen bedeutet die Erhaltung embryonaler Verhältnisse, wie sie bei den Sauropsiden und vielen Säugetieren zeitlebens bestehen.

Die Sinus venosi der Pachymeninx gehen aus streckenweiser Verschmelzung paariger Hirnvenenanlagen oder durch Anastomosenbildung hervor.

Der Sinus sagittalis superior entsteht aus den verschmolzenen Abschnitten der über die Mantelkante des Großhirns verlaufenden Vorderhirnvenen und bildet mit seinen selbständig gebliebenen hinteren Teilen lateral die Anfangsstücke der Sinus transversi. Deren Fortsetzung wird durch das erhaltene Stück der Vena capitis lateralis und durch ihre Anastomose mit der Hinterhirnvene gebildet.

Der Sinus petrobasilaris entspricht einer an der Seite des Keilbeinkörpers und an dem Basilarteil des Hinterhauptsbeines gelegenen Anastomose der Vena ophthalmica mit der Vena jugularis interna über dem Foramen jugulare.

Der Sinus cavernosus geht seitlich vom Türkensattel aus der erweiterten Vena ophthalmica hervor, während ihr ursprünglich ganz kurzes in den Sinus transversus mündendes Endstück auf der Felsenbeinkante zum Sinus petrosus superior wird.

Nicht minder wichtige Umwandlungen im Gebiete der Dotter- und Nabelvenen führen zur Ausbildung des vorwiegend bei Kaninchen, Katze und Mensch untersuchten Pfortaderkreislaufs. Die Rückbildung der Nabelblase bedingt auch eine Rückbildung der Nabelblasengefäße, und nur die das Blut aus dem Darme ableitenden Wurzeln der Nabelblasenvenen werden erhalten und weiter ausgebildet.

Die beiden Nabelblasenvenen verschmelzen, abgesehen von einer Anastomose, hinter der dorsalen Pankreasanlage, dann nochmals weiter kaudal und bilden endlich in der Leber selbst dicht vor der Mündung des Leberganges in den Darm eine weitere Queranastomose. So entstehen zwei hintereinander gelegene, den Darm umfassende Venenringe. Nun schwindet zuerst der rechte Schenkel des kaudalen, dann der linke Schenkel des kranialen Ringes. Dadurch entsteht (Fig. 278 *C*) nun ein einfacher, den Darm spiralig umgreifender Stamm der ursprünglich paarigen Vena omphalomesenterica, die primitive Pfortader, welche das Blut aus der Nabelblase beziehungsweise dem Dottersack sowie von dem Darm und seinen Anhangsdrüsen mit Ausschluß der Leber sammelt. Die primitive Pfortader nimmt dann in der Gegend des Pankreas die Vena mesenterica und Vena gastrolienalis auf.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der Venenringe um den Darm werden die Omphalomesenterialvenen durch die sich inzwischen entwickelnden Leberzylinder in ein Gefäßnetz zerlegt, in welches auch die Venae umbilicales durch eine Anastomose, den Ductus venosus (Arantii), sich ergießen. Die in die Leber eintretenden Gefäße leiten als Venae hepaticae advehentes das Blut in die Leber. Die Venae hepaticae revehentes sammeln das Blut aus der Leber und ergießen es in das in den Sinus venosus mündende Ende der Vena omphalomesentericae und in den Sinus venosus selbst (Fig. 278 *C*). Nach Rückbildung der Omphalomesenterialvenen übernehmen die Nabelvenen die Blutversorgung der bedeutend sich vergrößernden Leber. Da sich bei dem Menschen die Vena umbilicalis sinistra mit dem kranialen Venenring verbindet, kann ihr Blut einmal durch den Ductus venosus, dann aber auch direkt in den an Weite zunehmenden Sinus venosus abfließen. Es obliteriert nun die Endstrecke der Vena umbilicalis sinistra bis auf ihr Mündungsstück in den Sinus venosus, der als unbedeutende Vena hepatica revehens einen Teil des Leberblutes abführt. Zwar setzt sich auch die rechte Nabelvene mit dem Lebervenennetze in Verbindung, aber diese bleibt ohne Bedeutung. Denn die Vena umbilicalis dextra obliteriert, während das Placentarblut durch die Vena umbilicalis sinistra und den Ductus venosus durch die Leber abfließt, bis auf ihr Mündungsstück, das wie das der rechten Vena umbilicalis als Vena hepatica revehens bestehen bleibt. So liegen die Verhältnisse im wesentlichen bis zur Geburt. Die Pfortader besteht nun an der Leberpforte aus einem rechten Ast, der aus der primitiven Pfortader hervorgegangenen Vena hepatica advehens dextra, und einem linken aus dem kranialen Teil des oberen Venenrings hervorgegangenen Ast, welcher die Pfortader mit dem Leberteil der linken Nabelvene verbindet (Fig. 278 *C*).

Nach der Geburt obliteriert der Ductus venosus zum Ligamentum venosum. Auch die Nabelvene obliteriert vom Nabel bis zur Stelle, wo aus ihr die Venae hepaticae advehentes für den linken und viereckigen Leberlappen austreten, und wird zum Ligamentum teres hepatis. Nun wird die Verbindung zwischen Pfortader und Nabelvene und die kleine zwischen dem Ligamentum venosum und dem Ligamentum teres hepatis durchgängig gebliebene Strecke des Leberabschnittes der Nabelvene zum linken Pfortaderast. Er versorgt nach der Geburt die früher von der Nabelvene mit Placentarblut gespeisten Leberteile.

Die Vena cava inferior entsteht aus dem in dem Ductus venosus aufgegangenen Abschnitt der Vena omphalomesenterica dextra und wächst von hier bis zur medialen Seite der rechten Urniere aus (Fig. 279). Ein ähnliches Gefäß entsteht auch auf der linken Seite. Es beginnt kopfwärts etwa in der Höhe, in der die Hohlvenenanlage an die rechte Urniere herantritt und hängt mit der Hohlvenenanlage durch eine oder

zwei schwache Queranastomosen zusammen. Somit findet jetzt das Urnierenblut Abfluß in die Anlage der Vena cava posterior. Aus der Querverbindung der beiden Längsstämme in Fig. 279 *A* wird nun eine einheitliche Anastomose, die gleichzeitig die beiden hinteren Kardinalvenen verbindet (Fig. 279 *B*). Dadurch erhält das Blut der beiden Kardinalvenen günstigen Abfluß in die untere Hohlvene, und die Kardinalvenen obliterieren im Bereiche des kranialen Urnierenpols.

Die Urnierenabschnitte der hinteren Kardinalvenen bilden nun die Hauptwurzeln der Vena cava inferior (Fig. 279 *B*).

Dieses Stadium einer nach oben unpaaren, nach unten zu beiden Seiten der Aorta in zwei Längsstämme geteilten Vena cava inferior findet sich bei Echidna, Edentaten und Cetaceen, beim Menschen aber nur als seltene Hemmungsbildung.

In der Regel erweitert sich die rechte in der direkten Verlängerung der Hohlvene gelegene Kardinalvene ihrer günstigeren Abflußverhältnisse wegen und bleibt allein bestehen. Die linke verkümmert und verschwindet. Außerdem aber entsteht in der Beckengegend vor der A. sacralis media eine Anastomose zwischen beiden Kardinalvenen. Sie führt das Blut aus der linken Vena iliaca externa, hypogastrica und femoralis als Vena iliaca communis sinistra in die rechte Körperseite herüber.

Dadurch wird der zwischen Nierenvene und Becken gelegene Abschnitt der Vena cardinalis sinistra funktionslos und verkümmert mit der Rückbildung der Urniere. Dagegen bildet die rechte Kardinalvene den zwischen der Nierenvene und dem Zusammenfluß der Venae iliacae communes gelegenen Teil der Vena cava inferior (Fig. 280 *B*).

Die Vena azygos und hemiazygos entstehen aus den Gebieten der beiden hinteren Kardinalvenen, welche das Blut aus den Interkostalräumen sammeln. Durch die Rückbildung der linken oberen Hohlvene (Fig. 279 *B*) wird der Abfluß aus der linken Kardinalvene direkt in den linken Vorhof gestört, und deren ganze Strecke von x—x verkümmert um so mehr, als eine zwischen Aorta und Wirbelsäule in der Höhe des achten Brustsegmentes entstandene Queranastomose zwischen beiden Kardinalvenen (Fig. 289 *A* u. *B*) das Blut aus der linken Körperhälfte in die rechte ableitet. Damit wird das Bruststück der linken Vena cardinalis mit der erwähnten Anastomose zur Vena hemiazygos, die rechte Vena cardinalis post. zur Vena azygos.

Ausnahmsweise werden beim Menschen alle möglichen Entwicklungsformen dieser beiden Venen als Tierähnlichkeiten gefunden.

Die Extremitätenvenen sollen zuerst aus segmentalen zwischen zwei Myotomen in den Rumpf verlaufenden Venenästchen bestehen (Sauropsiden). In den vorderen und hinteren Extremitätenstummeln und -schaufeln sondern sich je zwei am radialen, beziehungsweise tibialen, und ulnaren, beziehungsweise fibularen, Rande gelegene

und am Rande des distalen Extremitätenendes verbundene Bahnen: die radiale und ulnare sowie tibiale und fibulare Randvene der Extremität. Sie gehen bald wieder spurlos verloren. Dann entwickelt sich die Vena cephalica vom Handrücken aus, mündet zuerst in der Ellenbogenbeuge in die ulnare Randvene, setzt sich aber später auch auf den Oberarm fort und mündet schließlich in die Vena jugularis externa (Kaninchen). Die ulnare Randvene erhält sich nur im Oberarmabschnitte und bildet mit ihrer Fortsetzung die Vena subclavia.

An der Beckengliedmaße wird die fibulare Randvene (Kaninchen) im Bereiche des Unterschenkels zur Vena saphena parva, im Bereiche des Oberschenkels gelangt sie als Vena ischiadica mit dem N. ischiadicus ins Becken.

Die vom Fußrücken entstehenden und in die fibulare Randvene in der Kniegegend mündende Vena tibialis anterior sowie die Vena saphena magna sind sekundäre Bildungen. Erst spät entsteht die Vena femoralis.

Die Entwicklung des Lymphgefäßsystems.

Unsere Kenntnisse von der Anlage und Entwicklung der Lymphgefäße ist noch eine sehr unzureichende. Bekannt ist, daß in dem Mesoblast des Dottersackes beim Hühnchen mit Beginn des dritten Tages ein Netz anastomosierender Lymphgefäße durch Einstich injiziert werden kann, welches mit dem Exo- und Endocöl zusammenhängt. Peripher wird dieses Netz durch einen terminalen Lymphsinus abgeschlossen. Mitte des achten Brüttages entstehen dann die Ductus thoracici als zwei zuerst solide, dann sich am zehnten Tage aushöhlende von dem Ursprung der A. coelica an bis zur Schilddrüse reichende Zellstränge. Beide Ductus setzen sich mit der Vena cava superior ihrer Seite in mehrfache Kommunikation.

Bei den Säugetieren sollen die ersten Lymphgefäße im subkutanen Zellgewebe und später in der Nähe der großen Gefäße auftreten. Über die erste Anlage der Lymphgefäße selbst ist nichts bekannt. Einmal angelegt sollen sie durch solide Sprossen auswachsen. Darnach würden sich die Lymphgefäße vom Zentrum nach der Peripherie hin entwickeln. In den Zotten des Allantochorions eines ca. 15 Tage alten menschlichen Embryos habe ich axiale, peripher blind endigende Lymphgefäße nachgewiesen, die sich in der Membrana chorii zu Netzen vereinigten.

Befriedigendere Angaben liegen über die Entwicklung der Lymphknoten vor.

Die solitären Darmlymphknötchen entstehen beim Menschen und Meerschweinchen im Bindegewebe der Submucosa durch Leuko-

cytenanhäufungen. Es ist fraglich, ob die Leukocyten aus dem zirkulierenden Blute stammen oder im Bindegewebe selbst entstehen.

Auf ebensolche Weise entstehen sämtliche periphere Lymphknötchen.

Die zusammengesetzten und umkapselten Lymphknoten, die sogenannten „Lymphdrüsen", legen sich in Form von Lymphgefäßgeflechten an, deren Maschen ein besonders zartes und blutgefäßreiches Bindegewebe mit sehr feinen Lymphgefäßen erfüllt. In ihm finden sich sehr früh kleine, in reger Vermehrung begriffene Rundzellen. Der ursprüngliche Lymphgefäßplexus wird zum äußeren Lymphsinus des Lymphknotens, die das Innere des Knotens durchsetzenden Lymphgefäße gehen aus dem feinen Lymphgefäßplexus des Bindegewebskernes hervor. Fortschreitende zellige Infiltration führt zur Bildung der einzelnen Lymphknötchen und deren Markstränge.

Als erste Spur der Milz begegnet man bei menschlichen Embryonen im ersten Monat von ca. 8 mm Länge ebenfalls einer Anhäufung von Rundzellen im Mesogastrium dorsale nahe dem Magenfundus. Sie wird von manchen vom Magenepithel, von anderen aus einer Wucherung des Cöloms oder gar von einer abortiven Pankreasanlage abgeleitet. Nach meinen Erfahrungen findet man, ohne eine Beteiligung des Cölomepithels auf dem Mesogastrium von der Milzbildung sicher ausschließen zu können (bei Embryonen von 1,8—2 cm vom Menschen, Hund, Schaf, Igel), eine Anhäufung kleiner Rundzellen, die ich für Leukocyten halte, im interlamellären Bindegewebe (Fig. 256). Danach wäre die Milz der Säugetiere von rein mesoblastischer Abkunft. Später begrenzt sich diese Zellanhäufung schärfer und sondert sich in ein bindegewebiges, von muskulösen Trabekeln durchzogenes gefäßreiches Gerüst, in dessen Maschen die Milzpulpa liegt. An bestimmten Stellen der Arterienwände wird die Zellinfiltration besonders deutlich und bildet die rundlichen Anlagen der Lymphknötchen oder Malpighischen Körperchen.

d) Der embryonale Kreislauf.

Die Schilderung des embryonalen Kreislaufs hat zu unterscheiden:

1. den Dottersack- oder Nabelblasenkreislauf und
2. den Allantois- oder Placentarkreislauf.

Der Nabelblasenkreislauf, dessen allgemeine Bedeutung schon abgehandelt wurde, wird bei den Mammalien bald bedeutungslos und kommt hier nicht weiter in Betracht.

Viel wichtiger ist der Allantois- oder Placentarkreislauf, welcher die Atmung und Ernährung des Embryos besorgt.

Die beiden Nabelarterien leiten kohlensäurehaltiges und mit den Zersetzungsprodukten des embryonalen Stoffwechsels beladenes Blut aus dem Embryo durch den Nabelstrang zur Placenta. In ihr nimmt

das fetale Blut aus den mütterlichen Blutbahnen in der Placenta materna Sauerstoff und Nährmaterial auf und gibt Kohlensäure und Zersetzungsprodukte ab. Das Blut kehrt nun „arteriell" durch die Nabelvene in den Embryo zurück. In der Leberpforte mündet die Nabelvene in die Pfortader. Diese mischt ihr venöses Blut dem arteriellen Inhalte der Nabelvene bei. Nun passiert entweder diese ge-

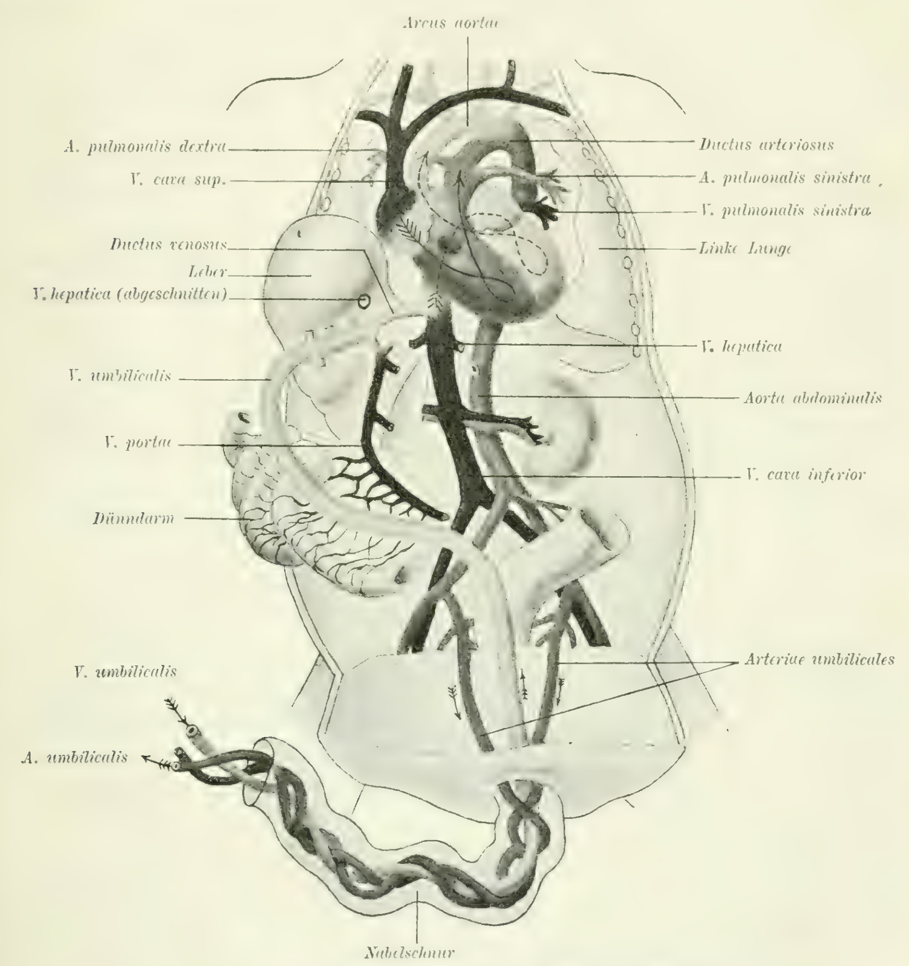


Fig. 281. Schema des embryonalen Kreislaufes des Menschen nach J. Kollmann.

samte Blutmasse die Leber und gelangt durch die abführenden Lebervenen in die untere Hohlvene, in welcher eine weitere Zumischung venösen Blutes aus der unteren Körperhälfte eintritt (z. B. Pferd, Schwein), oder aber es geht (wie bei dem Menschen, den Anthropoiden, den Wiederkäuern und Raubtieren) ein großer Teil des Nabelvenenblutes durch den Ductus venosus (Arantii) so-

fort und direkt in die untere Hohlvene und nur ein Teil des Nabelvenenblutes passiert die Leber.

Im einen wie im anderen Falle enthält also die untere Hohlvene nach ihrem Durchtritte durch das Zwerchfell in der Brusthöhle gemischtes Blut, das sie in die rechte Herzvorkammer und direkt durch das Foramen ovale in die linke Vorkammer leitet. Hier wird ihm eine geringe Menge venösen Blutes durch die Lungenvenen aus der noch nicht als Atemorgan funktionierenden Lunge zugeführt.

Aus dem linken Vorhofe gelangt dieses abermals gemischte Blut in die linke Kammer, durch die Aorta in den Körper und durch die Nabelarterien wieder zur Placenta.

Dabei erleidet das durch die aufsteigende Aorta, den Aortenbogen und seine Zweige fließende, den Hals, Kopf und die Brustgliedmaßen versorgende Blut keine weitere Beimischung von venösem Blute. Wohl aber ist dies bei dem die Aorta descendens passierenden Blute der Fall (siehe unten). Das die Aorta ascendens durchströmende Blut wird durch die obere Hohlvene in die rechte Herzvor- und Herzkammer und aus dieser in die Lungenarterie geleitet. Da jedoch die Lunge noch kollabiert ist, strömt nur eine geringe Blutmenge zu ihrer Ernährung in sie ein. Weitaus der größte Teil des in die Lungenarterie eintretenden Blutes fließt durch den Ductus arteriosus in die Aorta descendens, deren Inhalt dadurch abermals venöses Blut, wie schon weiter oben angedeutet wurde, beigemischt wird. Die Aorta descendens versorgt nun die hintere Körperhälfte, aus welcher die Vena cava inferior das Blut zum Herzen zurückleitet, während die Nabelarterien einen Teil des Aortenblutes wieder zur Placenta führen.

Der Placentarkreislauf bildet also eine mächtige Seitenbahn des im Embryo selbst sich abspielenden, an Blutmasse und Ausdehnung viel weniger umfangreichen Kreislaufes. Der Placentarkreislauf wird, abgesehen von dem in der Aorta herrschenden Blutdruck, noch besonders durch die dicke Musculo-elastica der Nabelarterien- und Nabelvenenäste begünstigt.

Diese Schilderung ergibt, daß der Embryo nur durch gemischtes Blut sich ernährt und atmet. Jede länger dauernde Unterbrechung des embryonalen Kreislaufs (z. B. durch Kompression der Nabelvene führt in kürzester Zeit zum Tod des Embryos durch Kohlensäurevergiftung.

Da der Blutdruck in der linken Herzvorkammer im Embryo geringer als der in der rechten ist, fließt das Blut aus dem rechten Vorhofe durch das Foramen ovale direkt in den linken hinüber. Dabei wird die Klappe des ovalen Loches in die linke Vorkammer umgeschlagen.

Mit dem ersten Atemzuge nach der Geburt ändern sich diese Verhältnisse. Durch die bei der Atmung stattfindende Ausdeh-

nung der Lunge wird eine vermehrte Blutmasse durch die Lungenarterie angesaugt und durch die Lungenvenen in die linke Vorkammer zurückgeleitet. Der Blutdruck in dieser muß also wachsen. Infolgedessen legt sich die Klappe des ovalen Loches an die Vorkammerscheidewand an und verwächst mit ihr.

So leitet der erste Atemzug die schon im Fetalleben angelegte Scheidung des Lungen- vom Körperkreislaufe ein.

Ist die Klappe defekt, so entsteht durch fortgesetzte Mischung von arteriellem Lungenblut mit dem venösen kohlensäurehaltigen aus der rechten Vorkammer durch das offene Foramen ovale in den linken Vorhof herübergetretene Blut Blausucht (Cyanose).

Durch die Funktion der Lunge wird der Ductus arteriosus, durch welchen nun kein Blut mehr zur Aorta fließt, entlastet. Seine Muskulatur degeneriert fettig und wird resorbiert. Der Ductus arteriosus obliteriert zum Ligamentum arteriosum. Damit muß aber naturgemäß der Blutdruck in der Aorta descendens sinken, und es fließt nun auch kein Blut mehr in die nach der Geburt funktionslos gewordenen und sich kontrahierenden Nabelarterienstämme. Auch sie obliterieren, und ihre bindegewebigen Reste erhalten sich als die Chordae vesicales laterales, während die gleichzeitig funktionslos gewordene Nabelvene vom Nabelring ab zum Ligamentum teres hepatis wird und sich der Ductus venosus zum bindegewebigen Ligamentum venosum umwandelt.

II. Entwicklung des Muskelsystems.

1. Die glatte, unwillkürliche Muskulatur

entwickelt sich aus dem Mesenchym durch spindelförmiges Längenwachstum bestimmter Mesenchymzellen. Nur die eigene subepitheliale Muskulatur der Knäueldrüsen der Haut und der Sphincter pupillae sind ektoblastische und epitheliale Bildungen.

Die Bildungszellen für die glatten Muskelfasern sind nicht zu besonderen Primitivorganen gruppiert, sondern liegen zwischen anderen Zellen eingestreut. Außer spindelförmigen findet man auch glatte Muskelzellen mit gabelig geteilten Enden. Alle glatten Muskelzellen sind einkernig und zeichnen sich durch scharfe Konturen und einen gewissen Glanz aus. Nur ausnahmsweise findet man die Oberfläche ihres Cytoplasmas andeutungsweise quer oder längs gestreift.

Das glatte Muskelgewebe findet in Form von Muskelbündeln, Muskelhäuten oder von in dem Bindegewebe verlaufenden netzförmigen Zügen eine ausgiebige Verwendung im Körper.

2. Die quergestreifte, willkürliche Muskulatur.

Man hat die Rumpf-, Kopf- und Extremitätenmuskulatur zu unterscheiden.

Die quergestreifte Skeletmuskulatur des Rumpfes entsteht aus bestimmten Primitivorganen, den metamer und symmetrisch angeordneten rechts und links vom Neuralrohr gelegenen Muskelplatten, Myotomen oder Myomeren. Es wurde schon (S. 117) gezeigt, wie sich jeder Urwirbel in das Sklerotom und die Haut-Muskelplatte und diese sich wieder in die Hautplatte und das Myotom sondert.

Die Myotome bilden dann den Mutterboden für die Rumpf- und Extremitätenmuskulatur. Die Sonderung der Myotome setzt in kraniokaudaler Richtung ein. Nach Auflösung der ursprünglich epithelialen Hautplatte in das Mesenchym der Cutis bilden nur die mitosenreiche dorsale und ventrale Kante des dorsalen Urwirbel-

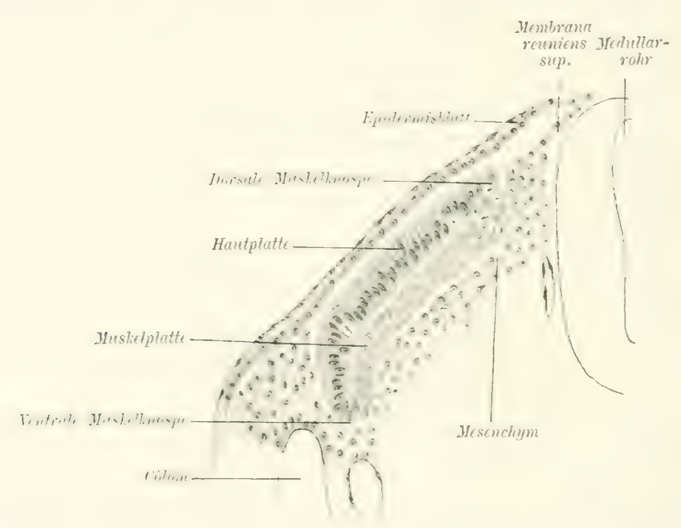


Fig. 282. Querschnitt durch das achte Rumpfmyotom eines Dohlenembryos von 5 mm mit 17 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 350 : 1.

teiles, in welcher sich die Cutisplatte in die Muskelplatte umschlägt, Keimzentren zur Bildung von Cutis- und Muskelelementen (siehe Fig. 282). Da dabei die Muskelplatte neben ihrem Dickenwachstum auch immer breiter wird, so wird ihre ventrale Kante immer weiter ventral in der Körperwand vorgeschoben und liefert so nicht nur die Muskulatur des Rückens, sondern auch die der seitlichen und ventralen Leibeswand.

Die Organe der Leibeswand entstehen durch Einwachsen der Myotome, Sklerotome, Angiotome und Neurotome der Thoracal- und Lumbalsegmente im Laufe der vierten Embryonalwoche beim Menschen. Aber erst im dritten Monate erreichen diese Organe die ventrale Medianlinie.

Die Myotome mit ihren spindelförmigen, parallel der Längsachse des Embryos verlaufenden Zellen werden durch senkrecht auf die Längsachse des Embryos verlaufende Bindegewebsblätter die Myosepten und die in ihnen verlaufenden Intersegmentalarterien voneinander geschieden. An den Myosepten gewinnen die bald zu zylindrischen Fasern auswachsenden Muskelzellen Ansatz (Fig. 284).

In jedes Myotom wachsen Äste der zugehörigen Spinalnerven ein, und zwar dessen dorsaler Ast in die dorsalen, dessen ventraler in die ventralen Felder (Fig. 101 u. 283).

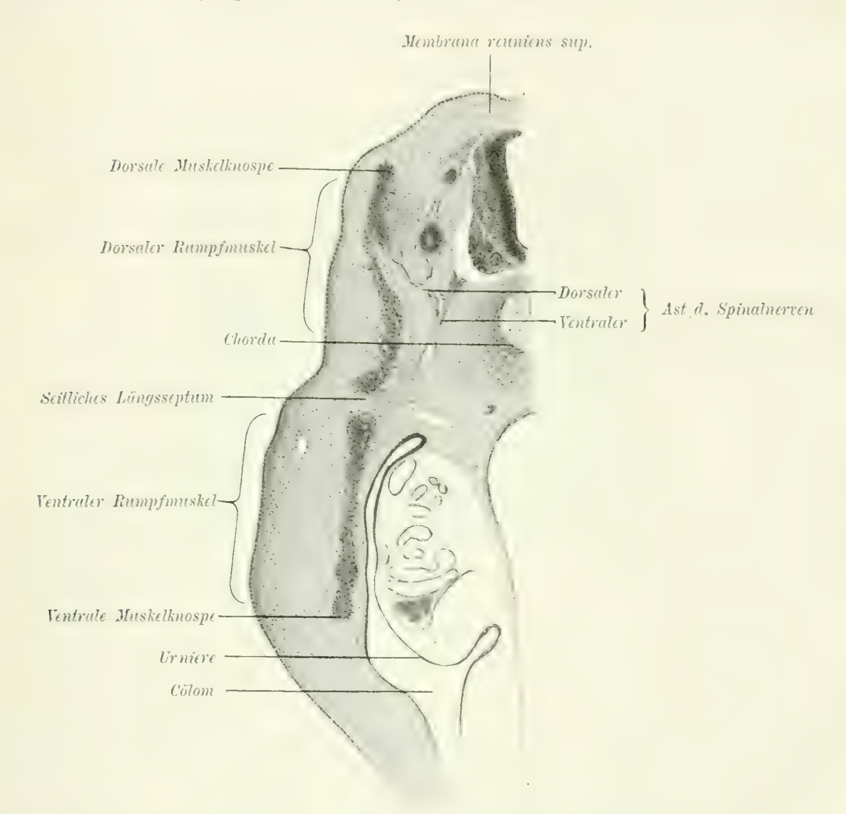


Fig. 283. Querschnitt durch einen Dohlenembryo von 0,7 cm Länge. Vergr. ca. 70 : 1.

Da die Muskeln eines Myotoms nichts anderes als die motorischen Endorgane der motorischen Wurzel des zugehörigen Spinalnerven sind, müssen alle aus einem und demselben Myotom hervorgegangenen Muskeln auch von einem und demselben Spinalnerven versorgt werden.

Die Abkunft eines Muskels ist also trotz aller späteren Verschiebung durch den zugehörigen Nerven feststellbar, dessen längerer oder kürzerer Verlauf den Weg der Verschiebung anzeigt (z. B. Verschiebung des Zwerchfells aus seiner Anlage in der Halsregion und N. phrenicus).

Die Gesamtheit der Myotome bildet die längs des Rumpfes vom Kopfe bis zum Schwanze reichende metamere Seitenrumpfmuskulatur, welche durch eine horizontale Bindegewebsplatte, das laterale Längsseptum, jederseits in den dorsalen und ventralen Seitenrumpfmuskel geschieden wird (siehe Fig. 207 u. 283), ein Zustand, der bei den Fischen im allgemeinen zeitlebens besteht. Ein dorsales und ventrales medianes Septum scheidet die Rumpfmuskulatur beider Körperhälften.

Weitere Sonderungen treten nun dadurch ein, daß einmal aus dem Sklerotom zwischen die Muskelfasern Bindegewebe, Blutgefäße

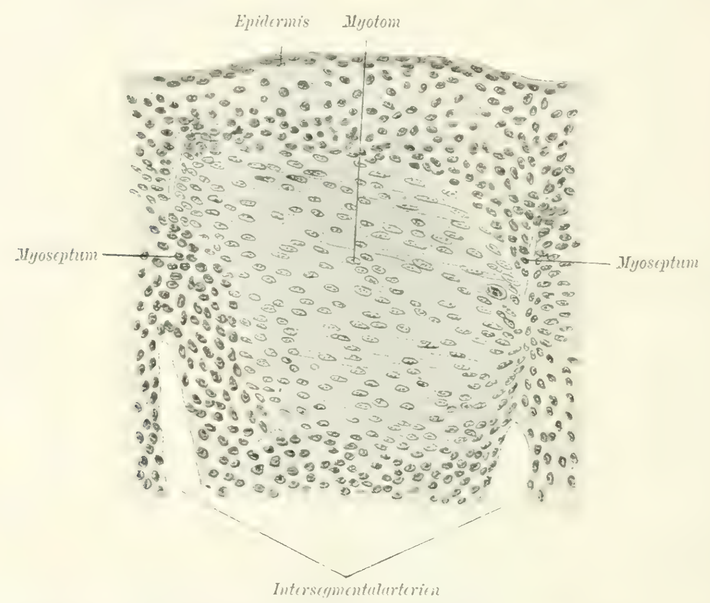


Fig. 284. Sagittalschnitt durch ein Myotom eines Schweineembryos von 1,2 cm Länge. Vergr. ca. 350 : 1.

und Nerven eindringen und ganze Bündel abtrennen und umscheiden. Dadurch wird die einheitliche primitive Muskulatur in einzelne Muskelgruppen zerspalten. Diese werden dann mit Perimysien und Fascien umscheidet.

Ferner können die Muskeln benachbarter Myotome miteinander verwachsen, wobei jedoch jedes Myotom seinen zugehörigen Nerven beibehält. Im Gegensatze zu den monomeren, aus einem Myotom hervorgegangenen Muskeln entstehen so pleiomere, aus mehreren Myotomen bestehende und von mehreren Nerven innervierte Muskeln. Die weitere Ausbildung des Skeletes, das mit seinen zahlreichen Fortsätzen den Muskelbündeln immer kompliziertere Ansatz- und Endpunkte bietet, führt so je nach der größeren oder geringeren Beweglichkeit seiner einzelnen Regionen zur weiteren Gliederung der Muskulatur in einzelne

Muskelgruppen und -Individuen oder veranlaßt bei späterer Immobilisierung gewisser Strecken durch Synostose (z. B. am Kreuzbein und Steißbein des Menschen) die Rückbildung bereits gesonderter Muskeln zu bindegewebigen Strängen). So beeinflussen sich Skelet und Muskulatur in ihrer gegenseitigen Aus- oder Rückbildung.

Die dorsale Rumpfmuskulatur zerfällt in eine mediale Masse, das System des Transversospinalis und des Spinalis und in eine laterale, den Sacrospinalis. Dabei können oberflächliche Muskelbündel mehrere der inzwischen gebildeten Wirbel überspringen, während die tiefen, von Wirbel zu Wirbel verlaufend, ihre ursprüngliche Metamerie bewahren.

Die ventrale Rumpfmuskulatur, welche auch die prävertebralen Muskeln liefert, behält entweder ihre Metamerie bei, wie die Intercostalmuskeln. Oder es entstehen durch Konfluenz von Myomeren unter Rückbildung der Myosepten oder sogar der Bauchrippen die breiten und langen Bauchmuskeln, an denen wie z. B. am Rectus des Menschen die ursprüngliche Metamerie noch, wenn auch nur in unvollständiger Weise durch Inscriptiones tendineae angedeutet ist.

Die Muskulatur des Kopfes ist bezüglich ihrer Herkunft bei den Säugetieren und bei dem Menschen noch so unklar, daß im Hinblick auf das bei niederen Wirbeltieren Erkannte nur folgendes gesagt werden kann:

Bei allen darauf untersuchten Säugetieren finden sich drei später in dem Hinterhaupt aufgehende Urwirbel, aber ihre Muskelplatten schwinden bald, wenigstens die des ersten Myotoms.

Andeutungen von den bei Selachiern, Reptilien und Wasservögeln wohlentwickelten sogenannten „Kopfhöhlen" in dem Vorderkopfe vor dem Labyrinthbläschen sind zwar auch bei Säugetieren und dem Menschen gefunden worden, werden jedoch sehr verschieden, bald als prootische Urwirbel, bald als Kopfcölom, bald als präorale Darmdivertikel gedeutet. Jedenfalls gehen aus ihrer Wand bei den Nonmammalia die Augenmuskeln hervor. Im speziellen aber sind diese Vorgänge namentlich bei Säugetieren noch durchaus unklar. Die Augenmuskeln sollen sich beim Schweine aus einer einheitlichen Anlage sondern und dann gegen die Augenblase hin auswachsen.

Die viscerale Muskulatur des Kopfes entsteht von den Schlundbogen aus, und zwar die von der motorischen Trigeminuswurzel versorgte von dem Mandibular-, die vom Facialis versorgte vom Hyoidbogen aus. Von beiden Bogen breitet sich die Muskulatur auf Kopf und Gesicht aus und erhält hier ihre Ansatz- und Endpunkte. Schwieriger ist die Ableitung der Muskulatur der eigentlichen Kiemenbogen aus dem ventralen Kopfmesoblast und gänzlich unbekannt die Entwicklung der durch Glossopharyngeus und Vagus innervierten Muskulatur des Pharynx und des Kehlkopfes bei Mensch und Säugetier.

Die Zungenmuskulatur wird von dem zweiten bis fünften Myotom abgeleitet. Die Art der Ausbildung der weiteren vom Hypoglossus versorgten Muskulatur ist dagegen vollkommen dunkel.

Die Muskulatur der Extremitäten ist ein Produkt der ventralen Rumpfmuskulatur. Wenigstens wachsen bei niederen Wirbeltieren Muskelknospen mehrerer Myotome lateral umbiegend in das Mesenchym der Extremitätenanlage ein, in welche auch ventrale Äste von Spinalnerven verfolgbar sind. Diese Knospen lösen sich später von ihren Myotomen ab und sondern sich in die einzelnen Extremitätenmuskeln. Bei den Säugetieren und bei dem Menschen sind solche Knospen bis jetzt noch nicht gefunden worden.

Nach neueren Untersuchungen an menschlichen Embryonen sollen weder Sklerotome noch Myotome in die Extremitätenknospen einwachsen, sondern Muskeln und Skelet der Extremität sollen sich aus deren Mesenchym sondern.

Es ist nicht bekannt, wie viel Muskelknospen in eine Extremität einwachsen, und welchen Myotomen sie zugehören.

Die Muskulatur des Aufhängegürtels der Extremitäten kann, namentlich an der Brustgliedmaße über die Rumpfmuskulatur weg weit auf den Rumpf übergreifen (z. B. Pectoralis major, Levator scapulae, Latissimus dorsi, Trapezius) und hier neue Ansatzpunkte gewinnen. Ihre Zugehörigkeit zur ventralen Muskulatur und zur Extremität wird aber durch ventrale Äste der Spinalnerven einwandslos sichergestellt.

Die Muskulatur des Zwerchfells entstammt, wie aus ihrer Versorgung durch einen Cervicalnerven, den N. phrenicus hervorgeht, Halsmyotomen. Die Entwicklung des Herzens und der Lunge führt dann zu einer beträchtlichen Verschiebung des Zwerchfells aus der Gegend seiner ursprünglichen Anlage in der Halsregion an seine definitive Stelle. Außerdem aber wachsen in die Zwerchfellanlage auch noch Muskeln der Rumpfwand ein, welche von Intercostalnerven versorgt sind. Die einwachsende Muskelmasse spaltet die bindegewebige Zwerchfellanlage in eine obere Schicht, die Pleura diaphragmatica, und eine untere, den Bauchfellüberzug des Zwerchfells.

Die Verfolgung der histologischen Differenzierung der quergestreiften Muskeln lehrt, daß sie aus den Epithelzellen der Muskelplatte dadurch hervorgehen, daß deren anfänglich meist spindelförmige Zellen durch Zellbrücken zusammenhängen und so ein Syncytium bilden. Sie ordnen sich dann aber zu mehr parallel gestellten plasmareichen, zylindrischen Zellformen, zu den Myoblasten, in denen aber noch keine Spur einer Streifung erkennbar ist.

Die Vermehrung der Muskelkerne geschieht zuerst durch Mitose, später durch direkte Kernteilung. Nicht immer folgt der Kernteilung eine Zellteilung. Die ursprünglich axial gelegenen Kerne werden später nach der Peripherie verschoben.

In dem Myoplasma tritt nun eine Menge feinster Körnchen auf, die sich linear ordnen und zur Bildung der Elementarfibrillen führen. Es läßt sich feststellen, daß solche Fibrillen die Körper mehrerer in einer Linie gelegenen Myoblasten und die Myosepten durchsetzen. Gleichzeitig wächst der Muskel, während ein Teil der angelegten Myoblasten wieder zugrunde geht. Nach Ausbildung der fibrillären Längsstreifung und der Querstreifung ist der Myoblast zur Muskelfaser geworden. Beim zehnwöchigen menschlichen Embryo ist die Querstreifung der Muskelfasern schon vollkommen entwickelt.

Vom dritten Monat ab findet eine Vermehrung der Myofibrillen durch Längsspaltung der Fasern statt.

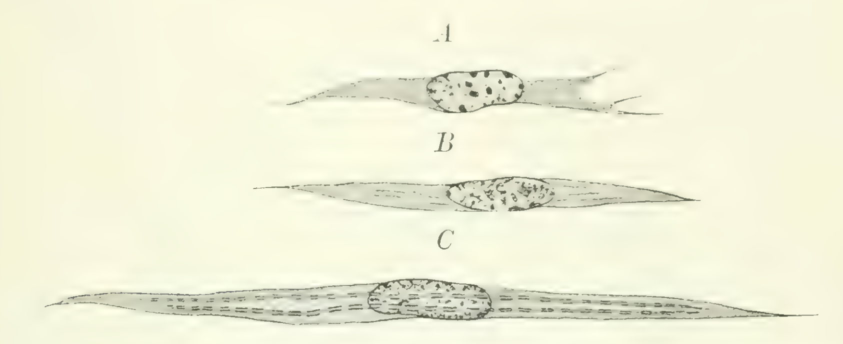


Fig. 285. Umbildung der Myoblasten zu Muskelfibrillen nach Godlewski. *A* Myoblast mit körnigem Plasma von einem Schafembryo von 13 mm, *B* Myoblast von einem menschlichen Embryo von 10 mm mit noch unsegmentierten Elementarfibrillen, *C* Myoblast von einem 0,5 cm langen Kaninchenembryo mit segmentierten Primitivfibrillen. Starke Vergrößerung.

Die Herzmuskulatur differenziert sich in wesentlich derselben Weise aus dem als Herzplatte bezeichneten Teil des visceralen Mesoblasts (Fig. 87). Die ursprünglich sternförmigen Zellen der Myocardanlage vermehren sich stark, wobei der Kernteilung durchaus nicht immer die Zellteilung nachfolgt. So entsteht auch das Myocardium als eine einheitliche Plasmamasse mit Kernen. In dieser differenzieren sich die Elementarfibrillen zuerst an der Peripherie der Plasmabalken und bilden auf dem Querschnitt derselben charakteristische „Fibrillenmäntel". Die als Grenzlinien der „Myocardzellen" beim Erwachsenen beschriebenen Querlinien werden neuestens entweder als eingerissene Perimysiumhäutchen oder als Schrumpfungerscheinungen betrachtet.

Aus dem Angeführten erhellt, daß die Skeletmuskulatur und das Myocardium zum weitaus größten Teile als eine durch nachträgliche Verschmelzung der Myoblasten gebildete Plasmamasse mit eingestreuten Kernen entsteht und somit als Syncytium betrachtet werden muß.

Seine bindegewebigen Hilfsorgane: Sarcolemma, Perimysien, Sehnen, Aponeurosen, Fascien usw. erhält der Muskel teils von dem ihn umgebenden Bindegewebe aufgelagert, teils schafft er sich solche

erst durch Druck- und Zugwirkungen auf die mit ihm verbundenen Bindegewebsmassen. Erst relativ spät wachsen Blutgefäße zwischen die Muskelfibrillen ein und umspinnen sie. Jede Muskelfaser steht mit mindestens einer motorischen Endplatte in Zusammenhang. Außerdem enden auch sensible Nervenfasern zwischen den Muskelbündeln.

III. Entwicklung des Skelets.

Man unterscheidet an dem Skelet der Wirbeltiere 1. das Achsen- oder Rumpfskelet mit dem Kopfskelet und 2. das Skelet der Gliedmaßen.

Die Entwicklung des Skelets der Säugetiere und des Menschen vollzieht sich durch eine Reihe von histologischen und morphologischen Umbildungen, welche nur im Hinblicke auf die sehr verschiedenen Leistungen der Wirbelsäule, des Schädels und der Extremitäten verständlich werden.

1. Entwicklung des Rumpfskelets.

Als axiale Stütze des Körpers wird die Wirbelsäule durch die Bewegungsart des Tieres beim Wasser-, Land- oder Luftleben (Schwimmen, Kriechen, Fliegen, Laufen, Klettern) in sehr wechselnder Weise belastet und von der Rumpfmuskulatur beeinflußt. Sie gestaltet sich denn auch nach Zahl und Form ihrer Wirbel sehr verschieden. Zwischen Neural- und Visceralrohr eingeschoben, entwickelt sie zum Schutze der in diesen Röhren gelegenen wichtigen Organe (Rückenmark, große Gefäße, Eingeweide der Brust- und Bauchhöhle) Spangen- und Bogensysteme, die Neural-, Hämal- und Visceralbogen, welch letztere als Rippen in mehr oder minder großer Zahl und Entwicklung durch ein den Amphibien und Amnioten zukommendes Sternum verbunden sein können.

Die Entwicklung der Wirbelsäule zeigt zugleich die unverkennbare Tendenz des Fortschrittes von niederen und einfacheren zu komplizierteren Formen. Mit sehr zahlreichen, aber ziemlich gleichartigen Wirbeln ausgestattete Formen führen zu höheren mit reduzierter Wirbelzahl hinüber, bei denen aber die Ausgestaltung der einzelnen Wirbelindividuen sich durch Anpassung an verschiedene Leistungen komplizierter gestaltet. Der dabei ontogenetisch durchlaufene Weg entspricht im allgemeinen der in der Stammesgeschichte durchlaufenen Bahn. So sehen wir zunächst nur die den ganzen Körper vom Vorder- bis zum Hinterende durchziehende Chorda dorsalis mit dem aus den Ursegmenten gelieferten, bei Amphioxus noch sehr spärlichen Mesenchym das biegsame und nur durch die Myosepten in physiologische Beziehung zu den Myotomen gebrachte Achsenskelet bilden. An Stelle dieses für Amphioxus definitiven Mesenchym-Chorda-

skelets tritt bei den Kranioten sehr bald neben einer immer ausgesprocheneren Reduktion der Chorda eine immer bedeutender werdende Zunahme von Mesenchym. Es wird zur Umhüllung der Chorda, des Rückenmarkes und der Leibeshöhle verwendet und in Knorpel und Knochen umgewandelt zur Ausbildung einer knorpeligen oder knöchernen Wirbelsäule verwendet.

Eine Schilderung der Entwicklung der Kraniotenwirbelsäule hat demnach auch deren Mesenchym-Chorda- (früher sehr unpassend als „häutig" bezeichnetes), sowie deren Knorpel- und Knochenstadium zu unterscheiden.

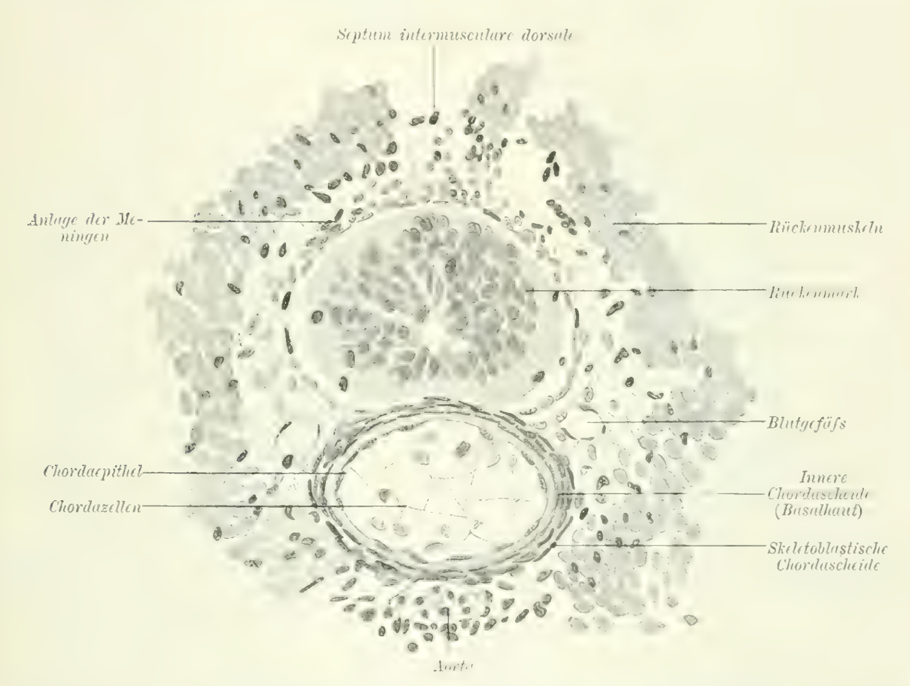


Fig. 286. Querschnitt durch Chorda, Chordascheiden skeletoblastischer Schicht einer Larve vom Feuersalamander. Vergr. ca. 200 : 1.

Für die Rundmäuler, Schmelzschupper, Haie und die Jugendformen der Knochenfische und Amphibien reicht eine Mesenchym-Chorda- oder Knorpelwirbelsäule aus. Aus der epithelialen Chordaanlage entsteht ein drehrunder Achsenstab von beträchtlicher Dicke und knorpelartigem Bau. Nur seine periphere Epithelschicht wird als „Chordaepithel" erhalten. Durch die einer Basalhaut entsprechende innere geschichtete und eine fibrilläre äußere Chordascheide sondert sich der Achsenstab scharf von dem umgebenden Mesenchym. Es wird ferner von außen her von einer verdichteten Mesenchymscheide, der perichordalen Mesenchym- oder der skeletoblastischen Schicht mantelartig umhüllt.

Mit dieser hängt das übrige noch kontinuierliche axiale Mesenchym und die Myosepten zusammen. Es erhält durch die Myosepten sowie durch die Anordnung der Spinalnerven und Intersegmentalgefäße metameren Bau. In diesem Mesenchym-Chordaskelet treten dann dorsale knorpelige Neural- und ventrale Visceralbogen als Stütz- und Schutzorgane sowie als Vorläufer einer knöchernen Wirbelsäule auf. Für sie bilden die in den Basen der Myosepten verlaufenden segmentalen Blutgefäße günstige Entwicklungspunkte. Auch die Rippen der Amnioten entstehen in den Kreuzungslinien der transversalen Myosepten mit den beiden longitudinalen lateralen Septen, welche die dorsale und ventrale Seitenrumpfmuskulatur scheiden. Die

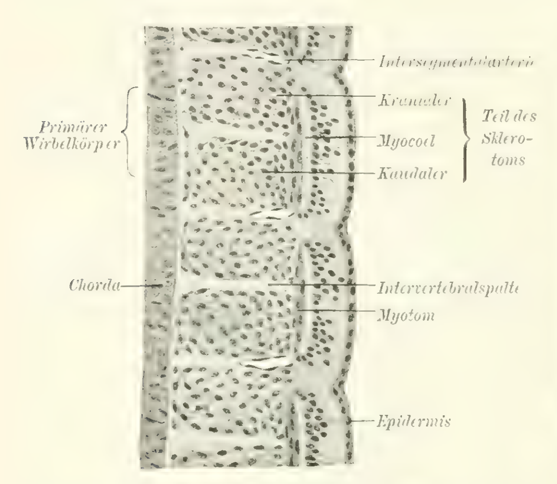


Fig. 287. Schnitt durch die bindegewebige Wirbelsäulenanlage eines Albatrosembryos von 0,5 cm nach Schauinsland. Vergr. ca. 112:1.

Fig. 288. Längsschnitt durch bindegewebige Wirbelsäulenanlage eines menschlichen Embryos von 5 mm nach Bardeen. Vergr. ca. 48:1.

Rippen entstehen aus ventralen Wirbelbogen und sind Abgliederungen der Wirbelsäule.

Je vollkommener sich aber das Knorpel- oder Knochenskelet entwickelt, um so mehr verfällt die Chorda der Rückbildung, und um so unscheinbarere Reste derselben bleiben im Knorpel- oder Knochenskelet bestehen.

Wenden wir uns nach diesem allgemeinen Überblick zur Entwicklung der Amniotenwirbelsäule, speziell zu der der Säugetiere und des Menschen.

Bei beiden überwiegen die zellenreichen Sklerotome sehr bald an Masse weit über den chordalen Teil des Mesenchym-Chordaskelets, und in den Sklerotomen auftretende metamer angeordnete bilateral symmetrische Spalten führen zu einer

Neugliederung des Mesenchym-Chordaskelets. Die Fig. 287 zeigt diese namentlich bei den Vögeln sehr deutlichen Intervertebralspalten. Sie treten in der Mitte eines Sklerotoms auf und teilen dieses, bis an die fibrilläre Chordascheide und an das Medullarrohr heranreichend, in eine lockere kraniale und eine dichtere kaudale Hälfte. In der kranialen Hälfte liegen die Anlagen der Spinalganglien.

Die Intervertebralspalten markieren die Grenzen der bleibenden Wirbelkörper.

Jeder Wirbelkörper entsteht nämlich als Doppelbildung aus dem kaudalen Teil eines Sklerotoms und dem kranialen des nächstfolgenden (Fig. 288). Er nimmt also zu den Myotomen eine alternierende Stellung ein. Dadurch gewinnen aber die Myotome an zwei Wirbeln Ansatz und Wirkung.

Nachdem die beiden Wirbelhälften miteinander vereinigt sind, werden die Intervertebralspalten durch wucherndes Gewebe verdrängt und verschwinden (Fig. 290 u. 292). Dieses Gewebe bildet die Intervertebralscheiben. Der zwischen zwei Intervertebralscheiben gelegene primäre Wirbelkörper wird dann von bindegewebigen primitiven Bogenanlagen oder den primitiven Wirbelringen umfaßt. Sie entstehen als bilaterale Gewebsverdichtungen in den Myosepten und sind wie diese schwach kaudal geneigt. Da die ursprüngliche Kaudalportion eines Sklerotoms mit dem Myoseptum zur Kopfportion des primären Wirbels wird, so wird auch der primitive Wirbelring dessen Vorderhälfte zugeteilt. Der durch die Vereinigung der beiden dorsalen Spangen entstandene dorsale Bogen des Wirbelringes wird zum Neuralbogen, seine beiden ventralen, von rechts und links her die ventrale Fläche des primitiven Wirbelkörpers umfassenden und sich ringförmig schließenden Spangen verwachsen mit dem primitiven Wirbelkörper und bilden nun die Seitenteile des sekundären Wirbelkörpers.

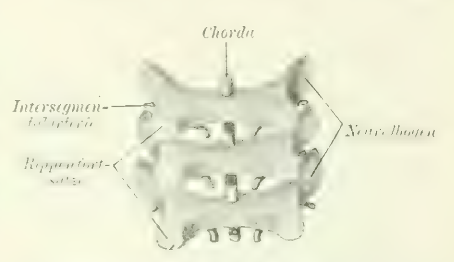


Fig. 289. Modell der Anlage der bindegewebigen Neuralbogen und der Rippenfortsätze von einem menschlichen Embryo von 7 mm. Ventralansicht. Nach Bardeen. Vergr. 33:1.

Der primäre Wirbel besteht somit aus den vereinigten, zwischen zwei Intervertebralspalten gelegenen metameren Hälften zweier Sklerotome und dem primitiven Wirbelring, der die vordere Hälfte des primären Wirbelkörpers ventral als hypochordale Spange umfaßt, dorsal dagegen den bindegewebigen Neuralbogen bildet.

An dem sekundären Wirbelkörper ist die hypochordale Spange mit dem primären Wirbelkörper verschmolzen, und aus den

lateralen Teilen der Bogenanlagen beginnen sich die Querfortsätze und die Rippen zu bilden (Fig. 289).

Sämtliche Wirbelkörper sind an der Chorda aufgereiht wie Perlen an einer Schnur.

Die sekundäre Wirbelsäule besteht nicht mehr aus Mesenchym, sondern aus dicht gelagerten und stark färbbaren Bindegewebszellen, dem sogenannten Vorknorpel. In diesem Gewebe beginnt nun (bei Menschenembryonen von 15 mm), während die einzelnen Wirbel sich vergrößern, die Verknorpelung.

Das Knorpelskelet.

Bei der Verknorpelung scheiden die Vorknorpelzellen knorpelige Grundsubstanz aus, nehmen die Formen der Knorpelzellen an und

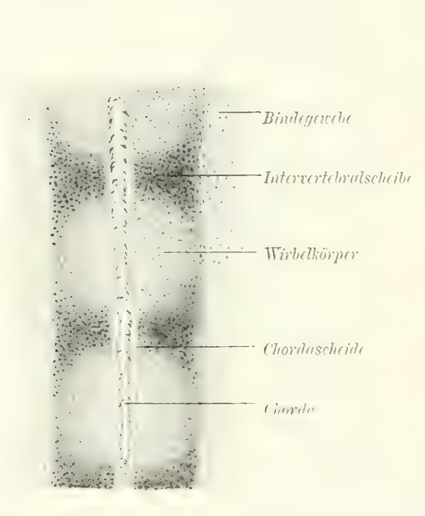


Fig. 290. Medianschnitt durch die verknorpelnde Wirbelsäule eines Schweineembryos von 1,1 cm Länge. Vergr. 120 : 1.

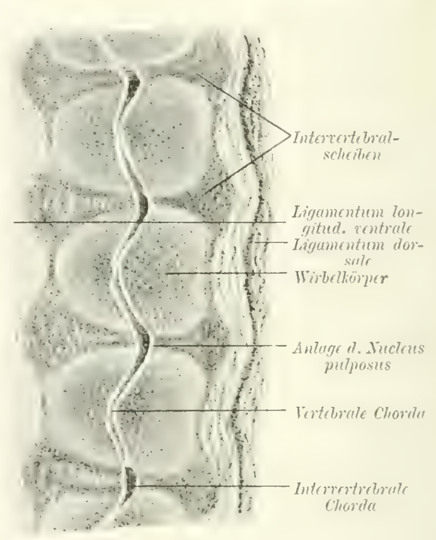


Fig. 291. Medianschnitt durch die knorpelige Wirbelsäule eines Schweineembryos von 2,6 cm. Vergr. ca. 50 : 1.

rücken parallel der Dickenzunahme der Knorpelkapseln immer weiter auseinander.

Die Verknorpelung des Wirbelkörpers setzt beim Menschen anfangs des zweiten Monats mit der Anlage zweier rechts und links von der Chorda gelegenen und bald sich vereinigenden Knorpelherde ein. Im Zentrum der Wirbelkörper erhält sich noch längere Zeit Vorknorpelgewebe. Da auch dieses verknorpelt, so besteht die Knorpelwirbelsäule vorübergehend aus einem axial von der Chorda durchzogenen hyalinen Knorpelstab.

Die Verknorpelung des Bogens vollzieht sich an Ort und

Stelle unabhängig vom Wirbelkörper, während die primitive Rippenanlage noch bindegewebig bleibt.

Die verknorpelten Wirbelbogen verschmelzen mit dem Wirbelkörper und bilden die Seitenteile des nunmehr einheitlichen, aber dorsal noch offenen Knorpelwirbels. Die nicht verknorpelten Teile der Wirbelsäulenanlage werden zu Bändern der Wirbelsäule (Lig. longit. anterius und posterius, Ligamenta intercruralia und zur Membrana reuniens superior, Fig. 291—293).

Die Ausbildung des definitiven Zustandes markiert sich durch Rückbildungserscheinungen an der Chorda, die zuerst im Gebiete der späteren Ligamenta intervertebralia Einschnürungen zeigt, mit denen in regelmäßiger Folge Anschwellungen in der Mitte der Wirbelkörper abwechseln (siehe Fig. 291). Bei der später auftretenden Verknöcherung des Wirbelkörpers schwindet dagegen die in der Mitte des Wirbelkörpers gelegene Chordamasse samt Scheide. Die zwischen je zwei Wirbelkörpern gelegenen Chordaauftreibungen mit dem perichordalen

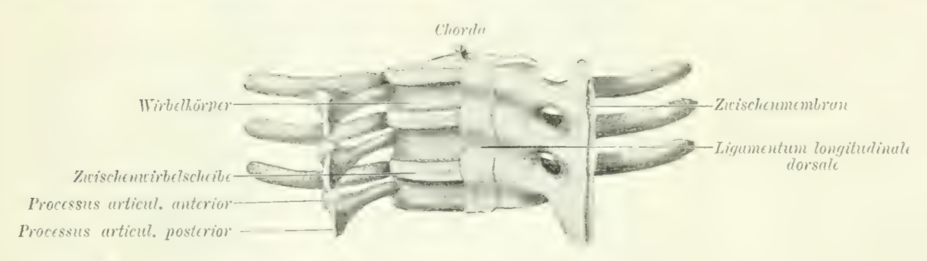


Fig. 292. Modell der Knorpelwirbelsäule eines menschlichen Embryos von 14 mm. Dorsalansicht nach Bardeen. Vergr. ca. 20 : 1.

Gewebe wuchern (Fig. 291) und erhalten sich als Gallertkerne der Intervertebralscheiben zeitlebens.

Im Steißbein und im Zahnfortsatz des Epistropheus des Menschen, die beide lange knorpelig bleiben, finden sich bis nach der Geburt Chordaspuren.

Der junge Knorpelwirbel ist anfangs nur im Bereiche des Körpers durch die an seinem Kopfende sich bildende Zwischenwirbelscheibe fester mit dem kranial von ihm gebildeten Nachbarwirbel verbunden. An den Stellen, wo die primitive Rippenanlage sich zu einer gelenkig mit der Wirbelsäule verbundenen Rippe umbildet (Thorax), wird der Rand dieser Bandscheibe zum Ligamentum interarticulare des Rippenköpfchens.

Das dorsale Bogenstück verdickt sich an seinem kaudalen Rande zur Bildung der Gelenkfortsätze und verbindet sich durch Bandmasse oder gelenkig mit den Nachbarwirbeln. Die Gelenkfortsätze bilden längere Zeit das dorsale Ende des unvollständigen Neuralbogens. Dieser wird dann durch die als Fortsetzung seines Perichondriums zu

betrachtende Membrana reuniens (Fig. 293) dorsal abgeschlossen. Dabei liegt die Rückenmuskulatur größtenteils rechts und links vom offenen Wirbelbogen, ein Verhältnis, das bei der als Hemmungsbildung mitunter

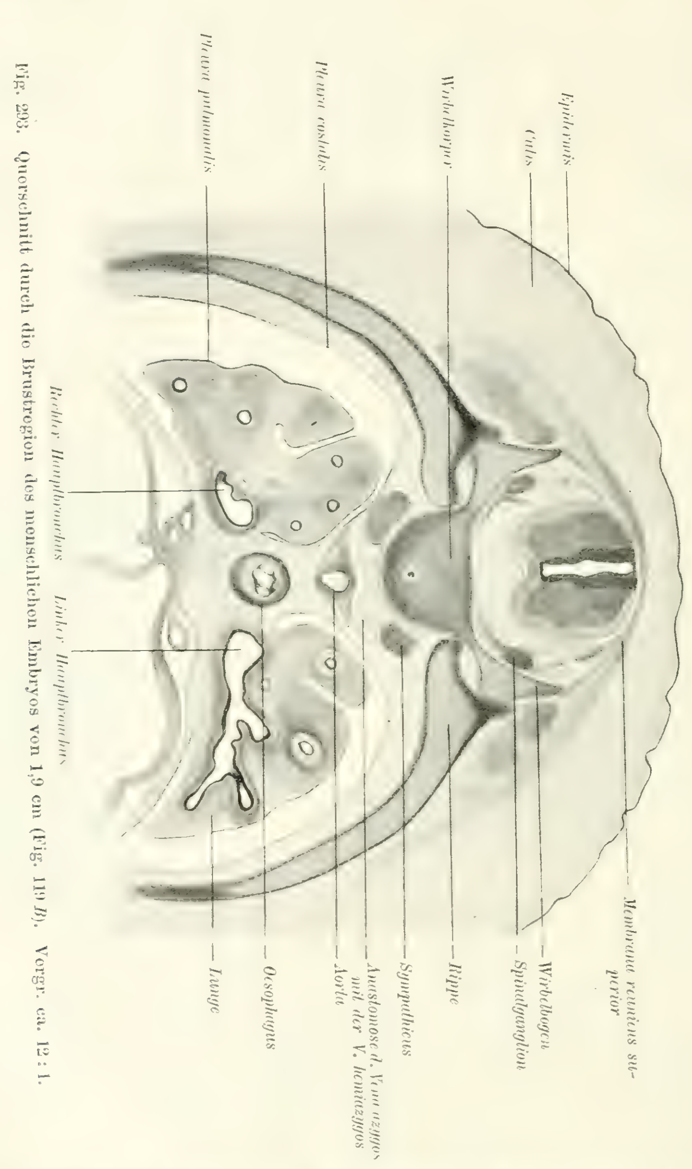


Fig. 293. Querschnitt durch die Brustregion des menschlichen Embryos von 1,9 cm (Fig. 119 *B*). Vergr. ca. 12 : 1.

auftretenden Spina bifida oder dorsalen Wirbelspalte bestehen bleibt, während normalerweise sich die Bogenschenkel allmählich über dem Medullarrohr bei viermonatlichen menschlichen Embryonen zur paarigen Anlage des Dornfortsatzes ringförmig schließen (Fig. 298).

Die Anlagen der **beiden ersten Halswirbel** unterscheiden sich, abgesehen von einem stärkeren Breitenwachstum des ersten gegenüber einem stärkeren Längenwachstum des zweiten, in keiner Weise von denen anderer Wirbel. Zu einem **Drehwirbel** wird der erste Halswirbel dadurch, daß seine hypochordale Spange verknorpelt und durch Vereinigung mit dem dorsalen Bogenstück einen einheitlich die Chorda und das Rückenmark umfassenden Ring bildet. Gleichzeitig verbreitert sich der kaudale

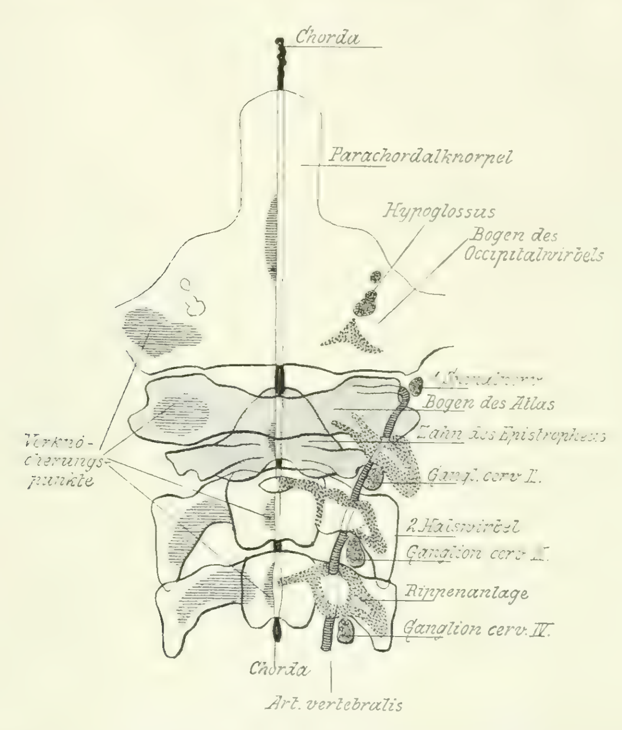


Fig. 294. Frontalprojektion aus der Schnittserie eines Rindsembryos von 22,5 mm. Vergr. ca. 15 : 1. Nach Froriep. Ventralansicht. Linkerseits sind die Rippenanlagen und Spangenreste weggelassen und durch horizontale Striche die Verknöcherungszonen eingetragen. Rechterseits sind die Rippenbogen punktiert und ist die Lage der Nerven und der Arteria vertebralis eingezeichnet. Die Anlage des ersten Halswirbels (Atlas und Epistropheus) ist dunkel gehalten.

Teil des ersten Wirbelkörpers zur Bildung eines stark vorspringenden „Gesimses". Der kraniale Teil verjüngt sich zu einem konischen, aus einem ventralen und lateralen Teil vom Gesimse umgebenen Zapfen. In die so um den Körper entstandene, halbkreisförmig verlaufende Hohlkehle paßt die verknorpelte hypochordale Spange, welche, kurz gesagt, zum **ventralen** Atlasbogen wird (Fig. 294). Die vom zweiten Halswirbel gebildete hypochordale Spange schwindet frühzeitig. Der anfänglich nur durch eine Bandscheibe mit dem Körper des zweiten Halswirbels verbundene Körper des ersten Halswirbels löst sich von seinem Bogen

los und verschmilzt mit dem zweiten Halswirbel zum einheitlichen knorpeligen Epistropheus. Das ganze zwischen Atlas und Epistropheus gelegene Gelenk ist somit innerhalb der ersten Halswirbelanlage entstanden.

Die den „Zahn" des Atlas durchsetzende Chorda wird nebst umgebenden Bindegewebsteilen zum Ligamentum suspensorium dentis, die übrigen Hilfsbänder sind Reste der bindegewebigen Wirbelsäule.

Auch die fünf Kreuzbeinwirbel des Menschen legen sich getrennt an, bilden aber durch ihre gabelig geteilten (Pferd) oder ganz kurzen (Schwein) oder teilweise offenbleibenden Dornfortsätze (Mensch) schon den Übergang zu den noch rudimentäreren Schweifwirbeln, deren Neuralbogen der Mehrzahl nach offen bleiben. Die Zahl der Schweifwirbel wechselt außerordentlich. Beim Menschen werden sechs Wirbel als Grundlage des späteren Steißbeines angelegt. Die letzten zwei bis drei Schweifwirbel bilden vielfach ein bei manchen Säugetieren (Hund, Pferd, Schwein z. B. mitunter auch Mensch) einheitliches, von der Chorda durchzogenes, an die Verhältnisse an der Schweifwirbelsäule bei den Vögeln erinnerndes knorpeliges Urostyl und führen den Beweis, daß die Schweifwirbelsäule einer in kaudokranialer Richtung fortschreitenden Rückbildung unterliegt.

Zum Achsenskelet müssen auch noch die der lateralen und ventralen Rumpfwand als Stütze dienenden visceralen Bogen, die Rippen und das Brustbein gerechnet werden.

Die Rippen entstehen als segmentale ventral in die Leibeswand auswachsende paarige Bogen eines primitiven Wirbels. Jede Rippe entspricht der kaudalen Hälfte eines primären Wirbels. Sie dienen gleichzeitig den ventral vorgeschobenen Teilen der Myotome, nämlich der späteren Intercostalmuskulatur zum Ansatze. Die mesenchymatösen primären Rippen verknorpeln in dorsoventraler Richtung. Knorpelwirbel und Knorpelrippe bilden vorübergehend ein Ganzes (Fig. 289 und 292). Erst später bilden sich die Rippengelenke (Fig. 293).

Prinzipiell gehört, wie der Befund an niederen Wirbeltieren zeigt, zu jedem Wirbel vom Atlas bis zum Kreuzbein eine paarige Rippenanlage, die sich aber bei den höheren Tieren, wenn auch in frühen Entwicklungsstadien stets vorhanden, doch sehr ungleich ausbildet. Dadurch kommt es im wesentlichen zur Sonderung der einzelnen Regionen der Wirbelsäule.

Die an den Halswirbeln angelegten Rippenrudimente verbinden sich durch ihre medialen Enden mit dem Wirbelkörper; mit ihren lateralen Enden legen sie sich den Querfortsätzen des Wirbelbogens an (s. Fig. 294). Zwischen beiden liegt das von der Vertebralarterie und -vene passierte „Querfortsatzloch". Auch an den Lenden- und den ersten drei bis vier Kreuzbeinwirbeln finden sich die Anlagen von

Rippenrudimenten, die später mit den Querfortsätzen verschmelzen. Wechselnde Ausbildung und Abgliederung einer oder mehrerer unteren Halsrippen oder einer oder mehrerer Lendenrippen kann die für einen Organismus als typisch betrachtete Zahl freier Rippen nicht unbeträchtlich vermehren.

Bei manchen Tieren (so z. B. bei dem Menschen und bei den Säugetieren) werden in der Regel nur die im Bereiche der Brustwirbelsäule zum Schutze der lebenswichtigen Brustorgane und zum Ansatze des Schultergürtels und seiner Muskeln verwendeten Rippen vollkommen ausgebildet und zur Bildung des Brustbeins herangezogen. Die ventralen Enden der wahren Knorpelrippen vereinigen sich nämlich,

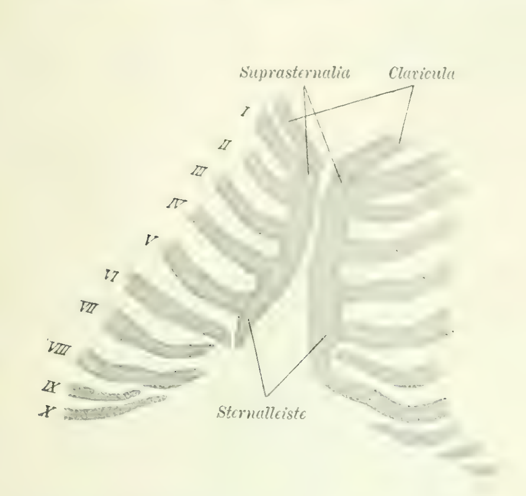


Fig. 295. **Knorpelige bilaterale Anlage des Sternums eines menschl. Embryos von ca. 3 cm. Nach C. Ruge. Vergr. ca. 25:1.**



Fig. 296. **Frontalschnitt durch das Knorpelsternum eines menschl. Embryos von 2,5 cm. Nach C. Ruge. Vergr. ca. 12:1.**

nachdem sie bis in die Nähe der ventralen Medianlinie vorgewachsen sind, jederseits zu einer Knorpelleiste, der Brustbein- oder Sternalleiste (menschliche Embryonen von 3 cm, Fig. 295).

Die beiderseitigen Leisten nähern sich bis zur Berührung in kraniokaudaler Richtung allmählich und bilden so einen unpaaren, durch eine Naht verbundenen Streifen, das Knorpelsternum. Die kaudalen Enden der beiden Sternalleisten, welche genetisch zu den ersten falschen Rippen in Beziehung stehen, verbinden sich und wachsen zu dem Processus ensiformis aus. Das einheitliche Knorpelsternum zeigt später durch quere Trennungslinien Andeutungen an einen Zerfall in metamere Stücke. Bei Sauropsiden vereinigt ein „Bauchsternum" eine wechselnde Anzahl von Bauchrippen.

Über dem Manubrium sterni der Tiere vorkommende kleine, später verknöchernde Knorpelstücke gehören als Suprasternalia wahrscheinlich zu einer unteren Halsrippe. Sie verschmelzen später unter sich und mit dem Manubrium. Eine weitere am Sternalteil des Sternocostalgelenkes bei menschlichen Embryonen von ca. 1 cm Länge entwickelte Knorpelplatte wird als dem Episternum der Säuger gleichwertig betrachtet.

Die Art der Entstehung des Brustbeines erklärt die als „Brust- oder Brustbeinspalten“ bekannten Hemmungsbildungen, die entweder durch mangelhafte Entwicklung der Rippen oder durch mangelhafte Vereinigung der Sternalleisten bedingt sind, und bei welchem nur die Haut und zwischen den beiderseitigen Rippenenden oder Sternalleisten gelegenes Bindegewebe den Verschluß der Brustwand vermitteln. Durch die Nachgiebigkeit dieses Verschlusses kann es zum Vorfall des Herzens, zur Ectopia cordis, kommen. Ein im Processus ensiformis gelegenes Loch oder die gabelig geteilten Enden des Schwertfortsatzes deuten auf die paarige Entstehung des Brustbeines hin.

Gabelung der Rippen am Sternalende, Verwachsungen zweier oder mehrerer hintereinander gelegener Rippen, Verdoppelungen und mangelhafte Anlage derselben sind keineswegs seltene Mißbildungen.

Die Verknöcherung des knorpeligen Achsenskeletes vollzieht sich durch enchondrale Ossifikation, in Form von Knochenkernen oder Ossifikationspunkten im Knorpel, die nach Zahl und Ort ihres Auftretens für die einzelnen Knochen große Gesetzmäßigkeit zeigen und unter steter Vergrößerung und schließlicher Verschmelzung zur nahezu völligen Verknöcherung des provisorischen Knorpelmodells führen. Ihren Abschluß erreicht die Verknöcherung des Knorpelskeletes meist erst beträchtliche Zeit nach der Geburt.

Bezüglich der bei der Verknöcherung sich abspielenden feineren Vorgänge verweise ich auf die Lehrbücher der Histologie und erwähne der Vollständigkeit halber nur, daß sich die Ossifikation unter Teilung der Knorpelzellen, Verkalkung der Grundsubstanz, Einwucherung von Blutgefäßen, Auflösung der Knorpelsubstanz und Bildung einer Markhöhle und des Knochenmarkes unter reger Beteiligung der als Osteoblasten bezeichneten Zellen vollzieht.

Die Wirbel verknöchern beim Menschen Ende des zweiten Embryonalmonats von je einem Knochenkern in der Basis der beiden Neuralbogenhälften und einem in der Mitte des Wirbelkörpers dorsal von der Chorda dorsalis (Fig. 297 u. 298) aus. Von da greift dann die Verknöcherung weiter um sich und wandelt im vierten bis fünften Monat den Knorpelwirbel in einen knöchernen um. Noch aber läßt sich der Knochenwirbel leicht in drei Stücke zerlegen, den perichordalen Teil des Körpers und die beiden Bogenstücke. Deren Basen bilden später die Seitenteile des Wirbelkörpers mit ihren Gelenkflächen für die Rippenköpfchen. Bogen und Körper sind noch durch dünne Knorpelplatten miteinander verbunden. Ebenso ist der aus einer Verlängerung der Neuralbogenschenkel entstandene Dornfortsatz noch knorpelig. Dazu kommen noch die aus Nebenknochenkernen entstehenden „Epiphysen-

platten" an den Endflächen der Wirbelkörper und akzessorische Ossifikationen an den Dorn- und Querfortsätzen und an den Gelenkfortsätzen. Aber alle diese akzessorischen Kerne erscheinen erst im 8.—15.

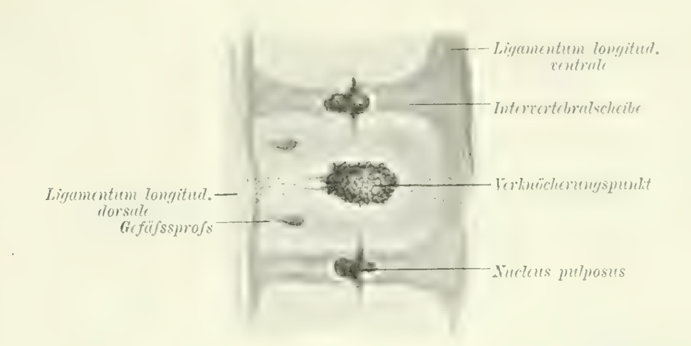


Fig. 297. Längsschnitt durch die ossifizierende Wirbelsäule eines menschlichen Embryos von Anfang des 4. Monats. Vergr. 50 : 1.

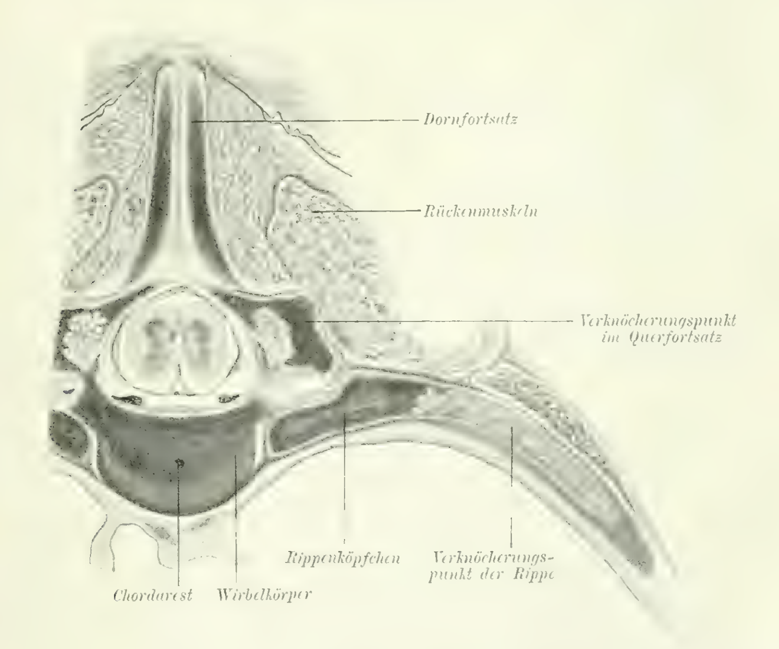


Fig. 298. Schnitt durch die Brustregion eines Schweineembryos von 6 cm. Vergr. ca. 15 : 1. Die knorpeligen Skeletteile sind dunkel gehalten, in Rippe und Querfortsätzen helle Verknöcherungspunkte.

Jahre nach der Geburt und verschmelzen erst nach Beendigung des Wachstums im 25. Jahre mit dem Knochenwirbel. Der Atlas verknöchert von drei Ossifikationszentren aus. Im Bogen entstehen zwei solche gleichzeitig mit denen der anderen Wirbel, während der dritte in dem

Arcus anterior erst im dritten Jahre auftritt. Auch im Processus spinosus der Atlas kann ein eigener Knochenkern entstehen. Im dritten Jahre vereinigen sich die knöcheren Bogen, verschmelzen aber mit dem vorderen Knochenstück erst im 5.—6. Jahre.

Der Epistropheus entwickelt neben den drei in allen Wirbeln wiederkehrenden Knochenkernen noch einen vierten in seinem Zahne, der eigentlich dem Hauptteil des Atlaskörpers entspricht. Im vierten und fünften Monate des Embryonallebens entstanden, verschmelzen die Knochenkerne im Zahne und Körper des Epistropheus erst im sechsten und siebenten Jahre vollkommen miteinander.

Die Verschmelzung der anfänglich durch dünne Zwischenwirbelscheiben getrennten Kreuzbeinwirbel beginnt nach dem 17. Jahre in kaudokranialer Richtung. Die Synostose der beiden ersten Kreuzbeinwirbel ist gewöhnlich erst nach 25 Jahren vollendet. Ehe dies geschieht, bilden sich auch an den Kreuzbeinwirbeln knöcherne Epiphysen, zu denen noch im 18.—20. Jahre je zwei seitliche Platten, eine kraniale der Facies auricularis und eine kaudale neben den zwei letzten Wirbeln, kommen. Sie verschmelzen im 25. Jahre mit dem Hauptknochen.

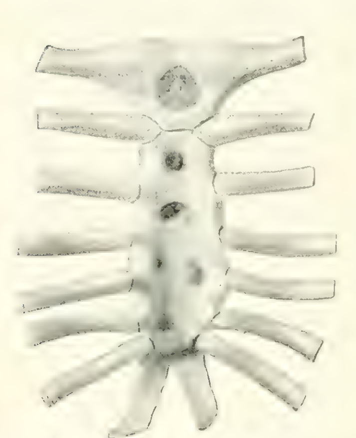


Fig. 299. Verknöcherungspunkte in dem Knorpelsternum eines Neugeborenen mit Verknöcherungspunkten. Natürliche Größe.

In den Steißbeinwirbeln tritt nur je ein Knochenkern auf. Im ersten Steißbeinwirbel entsteht dieser noch vor der Geburt, im vierten aber erst nach der Pubertät. Die Synostose der drei letzten Steißbeinwirbel unter sich und die Synostose des Steißbeins mit dem Kreuzbein tritt erst zwischen 30 und 40 Jahren beziehungsweise noch später ein.

Die charakteristischen Krümmungen der menschlichen Wirbelsäule sind schon bei dem Neugeborenen vorhanden.

Die Rippen verknöchern schon am Ende des zweiten Monats von einem im Rippenkörper gelegenen Ossifikationspunkt aus. Ein Teil ihrer knorpeligen Anlage bleibt als Rippenknorpel bestehen. Später im 8.—14. Jahre tritt noch je ein akzessorischer Knochenkern im Köpfchen und im Rippenhöcker auf.

Auch das Brustbein verknöchert vom sechsten Monate ab, aber nicht in seiner ganzen knorpeligen Anlage, von der sich der Processus xiphoideus bis ins höhere Alter, die Brustbeinfugen aber nur vorübergehend erhalten.

Meist erscheint beim Menschen im sechsten Fetalmonate ein Knochenkern im Manubrium. Eine Zahl paariger, an die Entstehung des

Brustbeins aus metameren Anlagen erinnernder, in Querreihen gestellter Ossifikationspunkte bilden sich im Körper, ein weiterer Verknöcherungspunkt im Processus ensiformis. Sie verschmelzen dann zu den drei bekannten Stücken des fertigen Knochens. Übrigens zeigt die Verknöcherung des Brustbeins nach Zahl, Anordnung und Auftreten der Knochenpunkte beträchtliche Schwankungen.

2. Die Entwicklung des Kopfskeletes.

Die Lage des Einganges in den Ernährungs- und Respirationsapparat, die Anhäufung der Sinnesorgane und die dadurch bedingte Entwicklung des Gehirnes am vorderen Körperende bedingen zusammen mit den verschiedenen Bewegungungsarten der Tiere die Umbildung des vorderen Körperendes zum Kopfe. Bei schwimmenden Tieren zu einem spitzen oder flachkantigen Wasserbrecher, bei grabenden zu einem Kegel geformt, wird er nicht minder durch die beim Fluge und beim aufrechten Gange des Menschen notwendige Gewichtsverteilung in hohem Grade beeinflußt. Die Ausstattung mit Waffen (Zähnen, Hörnern, Geweihen) macht ihn zu einem besonderen Schutz- und Trutzorgan. Das alles führt neben den wechselnden Leistungen des Kieferapparates bei der sehr verschiedenen Art der Ernährung zu einer sehr wechselnden Ausgestaltung des Kopfes. Aber trotz des an manchen seiner Organe eintretenden Funktionswechsels bleiben seine Skeletteile und das sie aufbauende Material morphologisch bei den verschiedenen Tieren stets vergleichbar.

Das Material zum Aufbau des Kopfes besteht, wie bei der Wirbelsäule, aus Bindegewebe, Knorpel und Knochen. Wie die Wirbelsäule, so durchläuft auch der Kopf einen bindegewebigen und knorpeligen Zustand, ehe er verknöchert.

Während sich bei Amphioxus überhaupt noch kein Kopf vom Rumpfe absetzt, bestehen bei den Rundmäulern und Knorpelfischen schon sehr komplizierte Knorpelkranien, welche bei den übrigen Wirbeltieren durch die noch hinzukommenden knöchernen Bestandteile mehr oder minder verdrängt werden.

Der Bindegewebs- oder Mesenchym-Chordaschädel, wie er in Fig. 104 abgebildet ist, besteht

1. aus der Chorda, und
2. aus dem Kopfmesenchym.

Alles das ist äußerlich vom Epidermisblatt überzogen und vom Enteroderm des Kopfdarms ausgekleidet (Fig. 202).

Die Chorda und ihre Ergänzungsplatte durchzieht anfänglich fast die ganze Schädelanlage und reicht bis nahe an die vor den Kopfplatten gelegene Parietalzone des Kopfes. Es muß also schon in frühester Entwicklungszeit des Schädels ein größerer

kaudalwärts gelegener chordaler und ein bedeutend kleinerer, später aber an Größe zunehmender vorderer prächordaler Schädelabschnitt unterschieden werden (Fig. 102).

Mit zunehmender Größe der Hirnanlage überwächst der Hirnschädel seine Parietalzone nach vorne (Fig. 309), und seine anfänglich so einfache Gestalt kompliziert sich dadurch, daß das Mesenchym die Hirnbläschen umwächst und die inzwischen entstandenen primitiven Augen- und Gehörbläschen einhüllt, während es gleichzeitig ventral die Chorda und die Aorten umscheidet und in die Umgebung des Mundes und in die Visceralbogen vordringt (Fig. 203 u. 204).

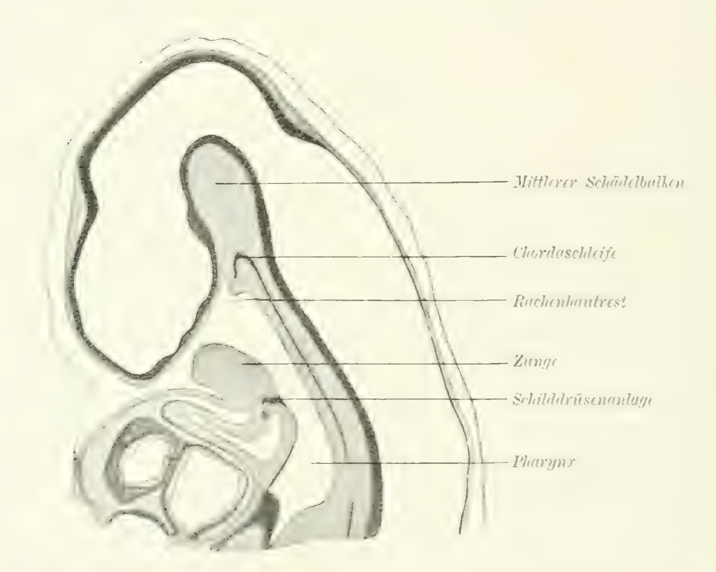


Fig. 309. Medianschnitt durch den Kopf eines Hundeembryos von 25 Tagen.

In dem Hinterkopfgebiete besteht bei allen darauf untersuchten Säugetieren und beim Menschen eine Gliederung in drei Urwirbel, die aber das Gehörbläschen in nasaler Richtung niemals überschreitet.

Es ist wichtig, daß auch im Bereiche des segmentierten Hinterkopfes eine Cölombildung eintritt, die sich in dem dicht hinter dem Ohrbläschen gelegenen vordersten Kopfsegmente nur in rudimentärer Weise ausbildet. Man kann demnach jetzt einen segmentierten Hinterkopf und einen unsegmentierten Vorderkopf an der Schädelanlage unterscheiden, deren beiderseitige Grenze das dem Vorderkopfe zugehörige Ohrbläschen markiert. Der Begriff chordaler Schädelabschnitt und segmentierter Hinterkopf decken sich jedoch nicht, denn die Chorda reicht nasalwärts anfänglich über das Gebiet des segmentierten Hinterkopfes hinaus und in den unsegmen-

tierten Vorderkopf hinein. Letzterer besteht somit wieder aus einem unsegmentierten chordahaltigen und unsegmentierten chordalosen Gebiete (chordaler und prächordaler Vorderkopf).

Das Mesenchym des segmentierten Hinterkopfes wird durch die Sklerotome der vier Hinterhauptsomiten, das anfänglich sehr spärliche Mesenchym des Vorderkopfes dagegen von der Ergänzungsplatte (Fig. 71 S_2), später zum Teil auch aus der Wand der „Kopfhöhlen" geliefert (Schaf, Hund). Die Zellen beider Mesenchymquellen mischen sich später zu einer einheitlichen Masse.

Noch ehe sich der anfangs ganz unbedeutende prächordale Vorderkopf wesentlich vergrößert und sich unter gleichzeitiger Verbreiterung des lateral von den Kopfplatten gelegenen Teiles seiner Parietalzone an der Bildung des Gesichtes beteiligt, hat sich die Kopf- oder Scheitelbeuge ausgebildet und zur bogenförmigen Knickung der Hirnanlage und des vorderen Chordaendes geführt (Fig. 300).

Der prächordale Vorderkopf vergrößert sich später, zum Teile beeinflußt durch die weitere Entwicklung des Vorderhirns und der Sinnesorgane, beträchtlich und entspricht dann dem späteren vorderen Keilbein und der Ethmoidalgegend.

Wie die Parietalzone des Rumpfes zur Bildung der Körperseitenplatten, so wird die Parietalzone des Kopfes zur Bildung der Wände der Kopfdarmhöhle, die durch die Bildung der Visceralbogen und -spalten und durch die Bildung der Mundhöhle ihr eigenes Gepräge erhalten, verwendet. Wie in den Körperseitenplatten später die Knorpelrippen und knöchernen Rippen, so entstehen auch in den Visceralbogen des Kopfes knorpelige, später verknöchernde Visceralspangen, die jedoch nicht als Rippenäquivalente gedeutet werden dürfen. Denn sie stehen nicht wie jene in bestimmter Beziehung zu zugehörigen Ursegmenten oder später zu Knorpelwirbeln, treten vielmehr unabhängig von Wirbelanlagen im Bereiche des unsegmentierten Vorderkopfes auf.

Auf Sagittalschnitten durch Embryonen mit ausgeprägter Schädelbeuge bemerkt man eine das vordere bogenförmige Chordastück, die „Chordaschleife", enthaltende und in die Schädelhöhle vorspringende quere Mesenchymleiste (Fig. 300), das Mittelhirnpolster oder den mittleren Schädelbalken. Eine zweite, später hinter dieser Bildung entstehende und zwischen Hinter- und Nachhirn gelegene Leiste ist das Nachhirnpolster oder der hintere Schädelbalken (Fig. 301). Beide bestehen aus gefäßreichem Gallertgewebe, das größtenteils in die Gefäßhaut des Gehirns umgewandelt wird.

An dem so weit ausgebildeten (Kaninchen von 10 Tagen, Hund von 18—20, Schaf von 20—25 Tagen, Mensch von 4 Wochen) nur aus zellenreichem Bindegewebe bestehenden Kopf — siehe die Figuren 104 bis 106 — ist weiter zu unterscheiden:

1. Das die Hirnanlage und Sinnesorgane umschließende Neurocranium und

2. der zur Aufnahme der Kopfdarmhöhle und der primitiven Mundhöhle verwendete viscerale Schädel, das Splanchnocranium.

Die Chordaschleife, welche vielfach abortive Sprossen treibt (Fig. 191), endet um diese Zeit mit ihrem absteigenden Schenkel dicht vor oder an der Insertionsstelle der primitiven Rachenhaut an der Schädelbasis; später findet man ihr nasales Ende nach Rückbildung dieses Schleifenschenkels in der aus dem mittleren Schädelbalken hervorgegangenen Sattellehne etwa unter dem vorderen Rande der Mittelhirnbasis.

Vergleicht man die bisher verfolgte Entwicklung des bindegewebigen Kopfes mit der des bindegewebigen Rumpfskelets, so ergeben sich zwischen beiden wichtige Übereinstimmungen: Wie der Rumpf, so besteht auch der segmentierte Hinterkopf aus axialem Mesenchym, welches das Zentralnervensystem umscheidet und ein beträchtliches Stück der Chorda dorsalis enthält.

Der Hinterkopf erweist sich somit als der vorderste Abschnitt des Rumpfes, mit welchem er nach Bau und Entwicklung im wesentlichen übereinstimmt. Die Anlage von Urwirbeln, Cölom, Muskelplatten und Muskelsepten im Hinterkopf erweist diesen als prinzipiell mit dem bindegewebigen Achsenskelet des Rumpfes gleichwertig (spinaler oder vertrebraler Schädelabschnitt im Gegensatz zum unsegmentierten Vorderkopf oder evertebralen Schädel).

Durch die im Vergleich zum Rückenmark beträchtliche Entwicklung des Gehirns und durch die Beziehungen zum Kopfdarm und dessen Mündung sowie zu den Sinnesorganen kompliziert sich der Hinter- und noch mehr der Vorderkopf dem Rumpfe gegenüber in hohem Grade nach Form und Bau. Der dadurch zwischen beiden entstehende Unterschied wird noch durch den Umstand vermehrt, daß bei niederen Wirbeltieren der Kopfdarm neben der Nahrungsaufnahme auch noch mit der Funktion der Atmung betraut ist. Durch die Entwicklung der diese Funktion übernehmenden, sich ja auch bei den höheren Wirbeltieren anlegenden Kiemenbogen und -furchen entsteht ein weiterer Gegensatz zwischen dem Visceralskelet des Kopfes und dem des Rumpfes.

Nicht minder trägt zu den sich ausbildenden Unterschieden zwischen den beiden Körperregionen die zum Teile mit einer Rückbildung des vorderen Chordaendes einhergehende beträchtliche Ausbildung des anfänglich unscheinbaren prächordalen Vorderkopfes und die in kaudaler Richtung platzgreifende Verwischung der Segmentierung des Hinterkopfes bei. Der Umstand, daß die Chorda vor der Rückbildung ihres absteigenden Schenkels weiter nasalwärts reichte, spricht, zusammengehalten mit der im vordersten Ursegmente

des Hinterkopfs nur rudimentären Cölombildung und der baldigen Rückbildung der kleinen, aus diesem Segmente gebildeten Muskelplatte dafür, daß die Segmentierung des Kopfes bei niederen Wirbeltieren weiter nasalwärts gereicht haben muß, und daß der Vorderkopf auf Kosten des Hinterkopfes durch Assimilierung von dessen vorderstem Segmente wächst. Daß letzterer einer, in kaudaler Richtung fortschreitenden Reduktion unterliegt, ergibt sich aus der Art und Weise der Verknorpelung des Hinterkopfes. Vergleichende embryologische Untersuchungen haben gezeigt, daß der Hinterkopf, um den an seinem Vorderende stattfindenden Verlust zu decken, sich einen Zuwachs durch Verschmelzung mit Wirbelanlagen der Halsregion verschafft. Er ist somit in stetem kaudalem Vorrücken begriffen. Die Wirbelsäule unterliegt demnach auch vom Kopfende her einer kontinuierlichen und fortschreitenden Verkürzung.

Diese bis jetzt noch ziemlich übersichtlichen Verhältnisse werden aber bei der Verknorpelung des bindegewebigen Schädels und noch mehr durch die ihr folgende Verknöcherung mehr oder weniger vollkommen verwischt. Beide Vorgänge steigern die zwischen Kopf- und Rumpfskelet bestehenden Unterschiede in hohem Grade, und es zeigt sich, daß die Entwicklung des Kopf- und des Rumpfskelets sehr verschiedene Wege gehen.

Das Chondrocranium.

Das bindegewebige Neurocranium wird nicht in seiner ganzen Dicke und Ausdehnung in das knorpelige Neurocranium umgewandelt, sondern enthält zunächst ohne erkennbare Abgrenzung einzelner Schichten das Material für: die Hirnhäute, die spätere Knorpelschicht und die Bindegewebschicht, in der sich später die Deckknochen entwickeln, und für die Schädelschwarte.

Die Verknorpelung des Neurocraniums beginnt beim Menschen im zweiten Monate des Fetallebens zuerst an der gesamten Schädelbasis und an den unteren Seitenteilen des Schädels sowie im Septum narium und an den Seitenteilen der Ethmoidalgegend gleichzeitig. Das Chondrocranium entsteht hier wie aus einem Gusse. Der Knorpelschädel erreicht beim Menschen in der ersten Hälfte des dritten Monats seine höchste Entfaltung (Fig. 302).

Die Knorpelbildung erscheint, wie in der Wirbelsäule, zuerst in der Umgebung der Chorda und dann erst an den Seitenteilen des Schädels.

Das Schädeldach verknorpelt nur teilweise im Zusammenhang mit den Seitenteilen und bleibt zum größten Teil bindegewebig. Das knorpelige Neurocranium der Säugetiere und des Menschen ist also eine unvollkommene Bildung. Ein das Zentralnervensystsm völlig umschließender Knorpelring wird nur im Gebiete der späteren Hinterhauptschuppe gebildet (Fig. 302).

An dem chordalen Teile des Chondrocraniums unterscheidet man die Hinterhaupt- und Labyrinthregion, am prächordalen die Regio orbitotemporalis und ethmoidalis.

Bei allen Wirbeltieren entstehen als Grundlage für die Schädelbasis bis zur Hypophysengrube im chordalen Schädel ein paar zu beiden Seiten des vorderen Chordaendes gelegene Knorpelplatten, die Parachordalia; sie bilden konfluierend zusammen mit der Chorda die kontinuierliche parachordale Knorpel- oder Basalplatte. Ihr vorderer Rand wird zum Dorsum sellae turcicae und zur Grundlage der Ethmoidalregion. Ihr occipitaler Teil entsteht durch Ein-

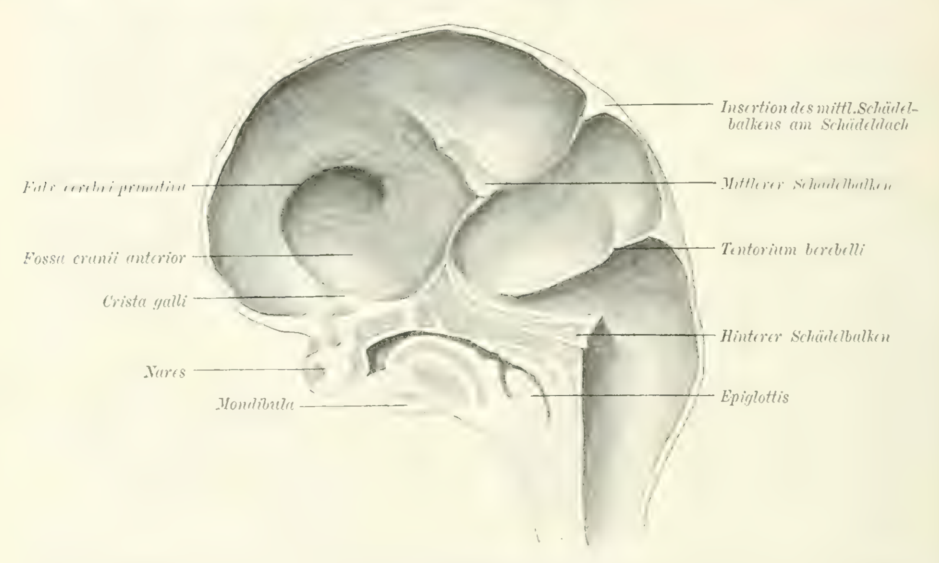


Fig. 301. Medianschnitt durch den Primordialschädel eines menschlichen Embryos aus der 9. Woche. Nach J. Kollmann. Vergr. ca. 12 : 1.

schmelzung von vier Wirbeläquivalenten, deren letztes allein den übrigen gegenüber die Komponenten eines Wirbels bis zum bleibenden Zustande erkennen läßt. Die Seitenteile der Occipitalregion grenzen an den vorderen Abschnitt der Basalplatte und an die Pars otica, in deren Bereich der Hörnerv in die Ohrkapsel tritt.

Eine breite Knorpelplatte begrenzt das Foramen occipitale magnum. An der Bildung des Atlantooccipitalgelenkes beteiligen sich der Körper des hintersten Occipitalwirbels und seine Bogenmassen; vom ersten Halswirbel jedoch nur der Bogen.

Beim Menschen liegt die Schädelchorda nach Verknorpelung der Basalplatte nur mit ihrem hinteren und vorderen Drittel in der Platte selbst, mit dem mittleren Drittel aber an deren ventralem Umfang im retropharyngealen Bindegewebe.

Dieser Abschnitt geht am frühesten zugrunde, das hintere Drittel wird später auf die Dorsalseite der Platte verlagert und hier rückgebildet. Das vordere Drittel

dringt von der Ventralfläche her in den vordersten Abschnitt der Basalplatte ein und endet vor seiner gänzlichen Rückbildung in der Basis der Sattellehne hinter der Hypophysengrube.

Die Ohrkapseln verknorpeln um das Labyrinthbläschen und bestehen je aus einem oberen Teil in der Umgebung des Vestibulums und der Bogengänge und einem unteren in der Umgebung der Schnecke. Dieser verschmilzt dann mit dem vorderen Teil der knorpeligen Basal-

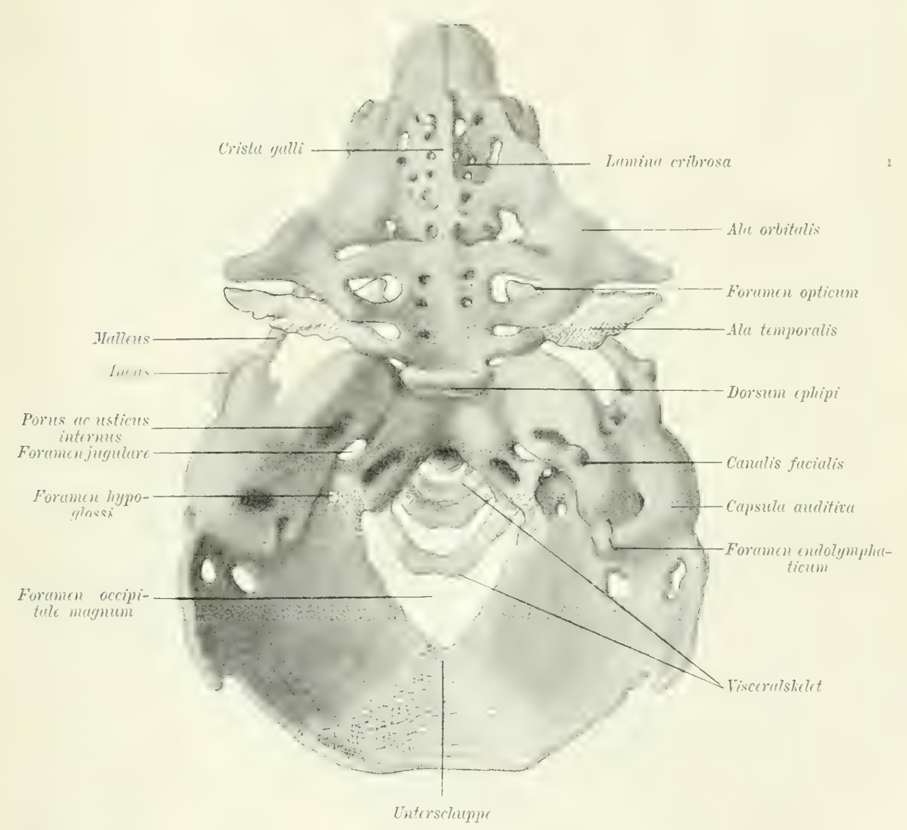


Fig. 302. Dorsalansicht eines Modells des Chondrocraniums eines menschlichen Embryos aus dem 3. Monat von 8 cm Scheitelsteißlänge. Nach O. Hertwig und F. Ziegler. Die Deckknochen sind weggelassen, Ersatzknochen weiß.

platte. Sie liegt zwischen dem Foramen jugulare und dem Ganglion semilunare trigemini. Eine hinter dem Foramen des N. facialis lateral auftretende Crista parotica wird zum Tegmen tympani, während die Parietalplatte in der Seitenwand des Cavum cranii die Verbindung mit der Ala orbitalis herstellt. Im Innern der Ohrkapsel bilden sich die drei knorpeligen Septa semicircularia. Entsprechend dem Septum semicirculare ant. senkt sich von der medialen

Ohrkapselwand aus die Fossa subarcuata unter dem vorderen Bogengang ein.

Die Knorpelbildung im prächordalen Abschnitt des Neurocraniums beim Menschen und bei den Säugetieren schließt sich ohne

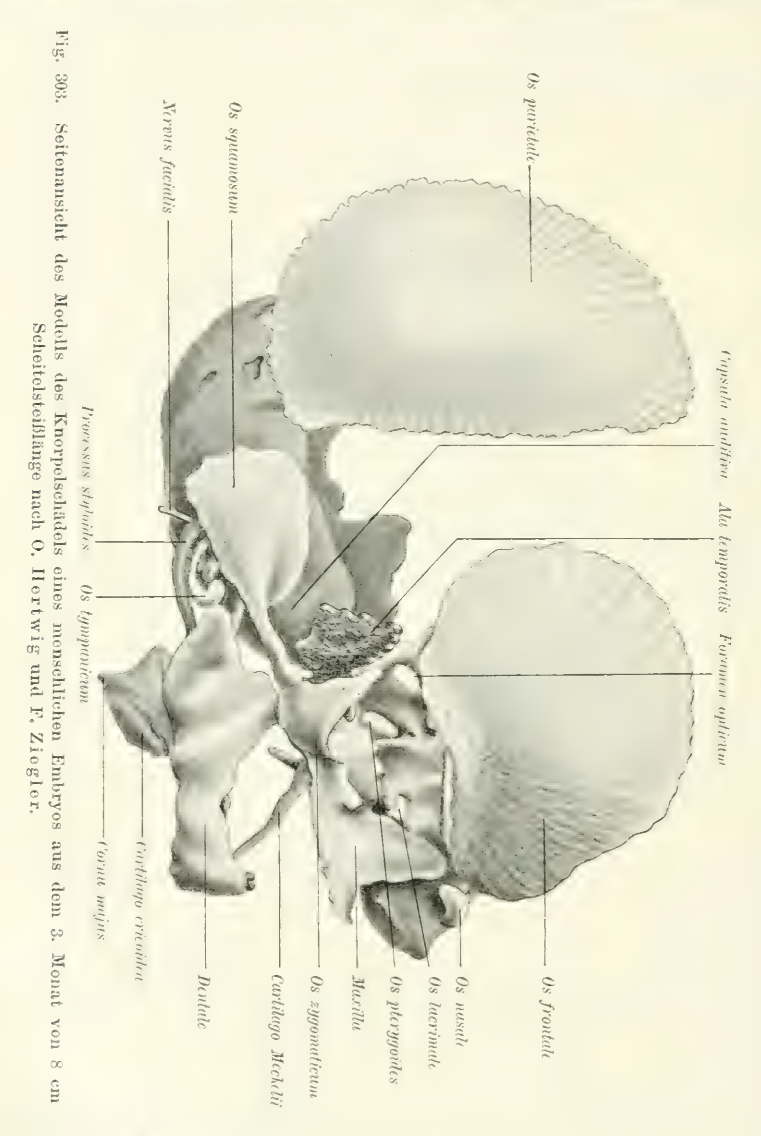


Fig. 303. Seitenansicht des Modells des Knorpelschädels eines menschlichen Embryos aus dem 3. Monat von 8 cm Scheitelsteißlänge nach O. Hertwig und F. Ziegler.

selbständige Entstehung von Trabekeln an die Verknorpelung des chordalen Schädels an. Die zur Seite des Hypophysenstiels auftretenden Knorpelmassen vereinigen sich und setzen sich in das Septum nasi fort. In dem Knorpelboden unter der Hypophyse, dem späteren Boden der Sella turcica besteht noch eine Zeitlang die von dem Reste

des Hypophysenstieles durchsetzte Fenestra hypophyseos. Lateral vom Boden der Hypophysengrube entsteht der Processus alaris.

Mit dem lateralen Ende des Processus alaris verschmilzt die selbständig verknorpelte Ala temporalis. Ein an ihrer Basis nach abwärts gerichteter Fortsatz wird zur lateralen Lamelle des späteren Flügelfortsatzes des Keilbeins. Zwischen Ala temporalis und Ohrkapsel tritt der dritte Trigeminusast, anfangs frei, später von den Rändern des Foramen ovale umschlossen, aus dem Schädelraum.

Der erste und zweite Trigeminusast gehen anfangs mit den Augenmuskelnerven zusammen medial von der Ala temporalis durch die zwischen dieser und der Ala orbitalis gelegene Fissura orbitalis superior. Eine Knorpelbrücke sondert später den zweiten Trigeminusast von den übrigen Nerven und bildet mit der Ala orbitalis das Foramen rotundum.

Der vor der Sella turcica gelegene Basalknorpel der Orbito-temporalgegend bildet beim Menschen einen dicken Balken. Die Seitenwand dieser Gegend verknorpelt beim Menschen selbständig zur Ala orbitalis. Ihre laterale Ecke verbindet sich mit dem Dache der Nasenkapsel sowie durch schmale Knorpelbrücken mit dem Basalknorpel der Sella turcica und mit der Parietalplatte.

In der Ethmoidalregion werden die Riechsäcke von Knorpel umschlossen (beim Menschen im dritten bis vierten Monat) zu den Nasenkapseln. Sie kommunizieren durch die Olfactoriuslücken oder Fenestrae olfactoriae mit der Schädelhöhle. Die direkte Fortsetzung der basalen Knorpelmasse der Orbito-temporalregion bildet das sich zwischen beide Nasensäcke einsenkende Septum nasi. Sein dorsaler Rand springt zwischen den beiden Olfactoriuslücken als Crista galli in die Schädelhöhle vor. Die rechte und linke Olfactoriuslücke wird durch sekundäre Knorpelbrücken, welche sie durchsetzen, aus einer einheitlichen Öffnung in die Lamina cribrosa umgestaltet. Auf ihr liegt der Bulbus olfactorius und nimmt die aus der Nasenkapsel kommenden Fila olfactoria auf. Die seitliche Begrenzung der Olfactoriuslücke wird bei vielen Säugern durch die Cartilago sphenoethmoidalis ergänzt, welche sie mit der Ala orbitalis verbindet. Beim Menschen zerfällt sie im vierten bis fünften Monat wieder und wird resorbiert.

Vor der Olfactoriuslücke geht der obere Rand des Septums in das Tectum nasi über und biegt lateral in die seitliche Nasenwand, die Paries nasi, um. Hinten setzt sich diese an die Seitenwand der Olfactoriuslücke an und geht unter derselben in die Hinterwand der Nasenkapsel über.

Im mittleren Abschnitt der Nasenkapsel biegt der ventrale Rand der Seitenwand medianwärts um und bildet die Kiefermuschel. Sie gliedert sich erst im siebenten Monat beim Menschen von der knorpeligen

Seitenwand ab. Im vierten Monat verknorpeln die Ethmoturbinalia und das Nasoturbinale in den entsprechenden Muschelwülsten beim Menschen und verschmelzen mit der knorpeligen Seitenwand.

Die gewundenen und vielfach geteilten und gefalteten Maxillo-turbinalia der makrosmatischen Typen gehen sekundär durch Bildung von Nebenlamellen aus der ursprünglich einfachen Anlage der Kiefermuschel hervor.

Der Boden der Nasenkapsel verknorpelt nur in beschränktem Umfange. An der Grenze des mittleren und vordersten Kapselabschnittes bilden sich bei vielen Säugern zwischen Fenestra narina und der Fenestra basalis die Lamina transversalis anterior. Sie verbindet den ventralen Rand der Seitenwand mit dem ventralen Rand des Septums. Beim Menschen fehlt die Lamina transversalis. Die Fenestra narina und basalis fließen jederseits zu einer langen Fissura rostrobasalis zusammen. Der Knorpel des Organon vomeronasale tritt beim Menschen isoliert auf.

Vor der Fenestra narina schließt die Nasenkapsel mit flacher Kuppel ab, in welche die Seitenwand, die Decke und das Septum übergehen. Die Umgebung der äußeren Nasenlöcher kann durch Knorpelfortsätze kompliziert werden.

Der hintere Kapselabschluß wird unter der Olfactoriuslücke durch das Planum antorbitale gebildet.

Das knorpelige Splanchnocranium

besteht aus einer Anzahl von Knorpelspangen in den Visceralbogen, welche den Kopfdarm stützend umfassen. Ventral von ihm berühren sie sich entweder, wie die Kieferbogen, direkt, oder sie sind wie die übrigen Visceralbogen, bei den Fischen durch besondere unpaare Knorpelstücke, die Copulae, verbunden. Bei den niederen Wirbeltieren sehr entwickelt, werden die knorpeligen Visceralbogen bei den Amnioten mehr oder weniger zurückgebildet oder mit ganz neuen Leistungen betraut und bilden die Grundlage des knorpeligen Splanchnocraniums.

Das in der sechsten Woche beim Menschen verdickte Mesenchym des Unterkieferbogens wird durch den N. trigeminus unvollkommen in eine mediale und laterale Blastemmasse zerlegt und hängt mit ihrem proximalen Ende mit dem verdichteten Mesenchym des Zungenbeinbogens zusammen, soweit sie von diesem nicht durch die erste Schlundspalte oder Nerven und Gefäße getrennt wird.

Aus dem dorsalen Gebiete des lateralen Teiles entsteht der Ambos, zu dessen langem Fortsatz sich ein die Ambosanlage mit der Steigbügelanlage schon von Anfang an vereinigender Blastemstreifen umbildet. Aus der ebenfalls schon anfänglich bestehenden Zwischenscheibe zwischen beiden Anlagen bildet sich das Ambos-Steigbügelgelenk.

Noch in diesem Stadium hängt die Ambosanlage mit der Labyrinthkapsel zusammen. Erst im Vorknorpelstadium grenzen sich beide wieder voneinander ab. Der kurze Fortsatz des Amboses entsteht aus dessen hinterem Rande. Noch im Vorknorpelstadium erreicht der Ambos im wesentlichen seine bleibende Form. Nur der Processus lenticularis entsteht erst nach Eintritt der Ossifikation im langen Fortsatz.

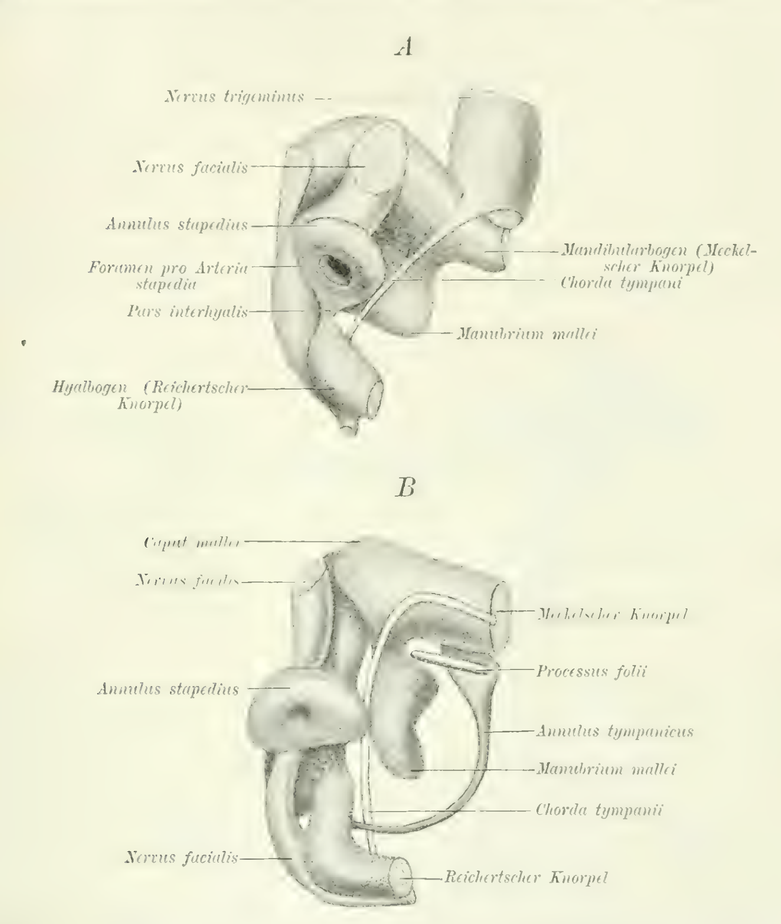


Fig. 304 *A* und *B*. Rekonstruktionsmodelle zur Entwicklung der Gehörknöchelchen nach Bromann. *A* Innenansicht der linken Seite der Knorpel des ersten und zweiten Visceralbogens eines menschlichen Embryos von 16 mm Nackensteißlänge. *B* Rekonstruktionsmodell derselben Organe wie in Fig. *A* von einem menschlichen Embryo von 55 mm Scheitelsteißlänge. Innenansicht der linken Seite.

Der proximale Teil des medialen Blastems entwickelt sich nicht weiter. Die ventrale unmittelbar von der Chorda tympani gelegene Portion wird dagegen zum Meckelschen oder Unterkieferknorpel, deren proximaler Teil sich schon bei 55 mm langen menschlichen Embryonen zum Hammer umzubilden beginnt. Der ganze Meckelsche Knorpel bildet zunächst ein einheitliches Stück. Sein proximales Ende

bleibt durch unverknorpeltes Gewebe, die Zwischenscheibe, in der sich später das Hammer-Ambosgelenk entwickelt, vom Ambos getrennt. Noch vor dem Knorpelstadium wächst aus der Hammeranlage im vierten Monate der Hammergriff und der Processus lateralis aus. Die Crista mallei bildet sich durch Resorption des unter ihr gelegenen Knorpels. Mit Eintritt der Verknöcherung wird die zu ihrer definitiven Gestalt umgeformte Hammeranlage zu einem besonderen Skeletstück, da der mittlere Teil des Meckelschen Knorpels bei Beginn des fünften Monates bis zum Hammer resorbiert wird.

Das ventrale Ende des Meckelschen Knorpels verknöchert und verschmilzt mit dem Dentale. In der Symphyse zwischen beiden Meckelschen Knorpeln treten bei Embryonen von 7,5 cm zwei kleine Symphysenknorpel auf.

Das Blastem für den Zungenbeinbogen wird ebenfalls, und zwar durch den N. facialis in eine mediale und laterale Masse geteilt.

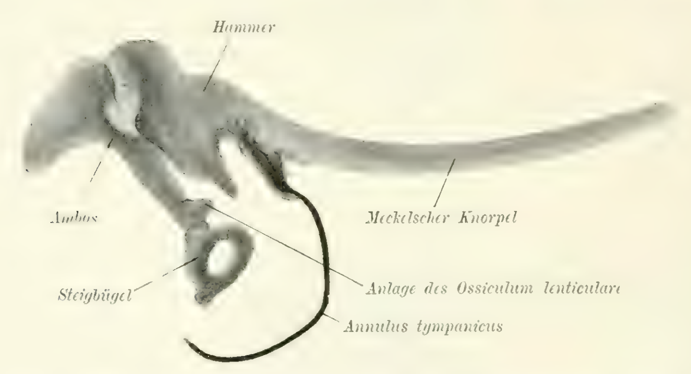


Fig. 305. Rechte Seitenansicht der knorpeligen Anlage der Gehörknöchelchen eines menschlichen Embryos aus dem 4. Monat. Nach einem Präparate von Hochstetter. Vergr. ca. 6 : 1.

Aus der medialen Masse entsteht der Steigbügel und der Reichertsche Knorpel. Die Steigbügelanlage bildet sich ringförmig um die Arteria stapedia als Annulus stapedialis, bleibt aber durch eine Blastembrücke mit der Ambosanlage verbunden, aus welcher der lange Fortsatz des Amboses hervorgeht. Zwischen diesem und dem Stapes besteht zuerst eine Zwischenscheibe, dann ein Gelenk. Die ringförmige Stapesanlage senkt sich in die Labyrinthwand ein, behält bis zur zweiten Hälfte des dritten Embryonalmonates ihre Ringform bei und nimmt dann erst ihre definitive Form an. Gleichzeitig atrophiert das unter der Steigbügelplatte gelegene Blastem der Ohrkapsel im Gebiete der Fenestra vestibuli zu einer dünnen bindegewebigen Platte. Der Steigbügel verknorpelt vollkommen selbständig, ebenso der ventrale Abschnitt des medialen Blastems. Aus ihm geht der größte Teil des späteren Reichertschen Knorpels hervor. Steigbügelanlage und Reichertscher Knorpel bleiben vorübergehend durch eine unver-

knorpelte Gewebsbrücke, die *Pars interhyalis*, miteinander verbunden. Nach ihrem Schwunde hängt der *Reichert*sche Knorpel nur noch an seinem proximalen Ende mit dem *lateralen* Blastem des Hyalbogens zusammen.

Aus dem proximalen Teil des *lateralen* Blastems entsteht das *Laterohyale*, welches bald mit dem *Reichert*schen Knorpel zusammenfließt. Ebenso verbindet es sich mit der Labyrinthkapsel. Durch Verknorpelung werden die Labyrinthkapsel, Laterohyale und *Reichert*schen Knorpel zu einem einheitlichen Knorpelgebilde verbunden, dem *Reichertschen Knorpel* im alten Sinne, ehe man seine Entstehung aus den eben beschriebenen Teilen kannte.

Der oberste Teil dieses Knorpelstabs wird in die Paukenhöhle aufgenommen und zur Anlage des *Processus styloideus* verwendet. Der mittlere Teil wird im Bindegewebe umgewandelt zum *Ligamentum stylohyoideum*, der ventrale wird zum *kleinen Zungenbeinhorn*.

Innerhalb des dritten Visceralbogens entsteht das *große Zungenbeinhorn* des Menschen. Große und kleine Zungenbeinhörner werden durch ein einer Copula entsprechendes Knorpelstück, den *Körper des Zungenbeins*, verbunden.

Verknorpelungen im Bereiche des bald verschwindenden *vierten* und *fünften* Visceralbogens werden nicht mehr zur Bildung des Splanchnocraniums, sondern zur Bildung des Schildknorpels verwendet.

Der knöcherne Schädel.

Der weitaus größte Teil der aus Knorpel und Bindegewebe bestehenden Schädelanlage verknöchert, ein weiterer Teil schwindet wieder, ein dritter Teil bleibt zeitlebens bestehen.

Es schwindet wieder der Teil des Primordialschädels, welcher unter den Scheitelbeinen, einem Teil des Stirnbeins, dem Zwischenscheitelbein, der Schläfenschuppe und einem Teile der Nasenbeine liegt, ebenso der *Meckel*sche Knorpel, auf welchem sich der Unterkiefer entwickelt.

Dauernd erhält sich ein Teil der knorpeligen Nasenscheidewand, nebst seinen, die äußere Nase stützenden Anhangsknorpeln; die Fibrocartilago basilaris und zeitweilig die Fugenknorpel zwischen den Knochen der Schädelbasis (Keilbeinfuge, Keilbeinhinterhauptsfuge).

Sämtliche Schädelknochen sind entweder als *Deck- oder Belegknochen* (Allostosen) im Bindegewebe der Haut und Mundschleimhaut oder als Ersatz- oder *Primordialknochen* (Autostosen).

Zur Bildung der meisten Deckknochen haben wahrscheinlich die

knöchernen Schuppen und die Zahnbildungen (siehe das S. 315 über die Zähne Gesagte) den Anlaß gegeben, während die Ersatzknochen sich zuerst an den Stellen des Knorpels gebildet haben, die Muskeln oder Bändern zum Ansatz dienten, oder an solchen, die durch irgendwelche andere mechanische Momente, durch Druck oder Zug besonders beeinflußt werden.

a) Das knöcherne Neurocranium.

Die Ersatzknochen entstehen entweder, wie die Knochen der Wirbelsäule und ihrer Visceralbogen, in Gestalt von enchondralen Knochenkernen oder auf dem Wege der perichondralen Verknöcherung dadurch, daß die Knorpelhaut Knochen bildet und sich zur Beinhaut umwandelt. So wird der Knorpelschädel mehr oder weniger vollständig durch Knochen ersetzt. Als Ersatzknochen gehen in der Hauptsache aus der Basis und aus den Seitenwänden des Schädels hervor: das Hinterhauptsbein mit Ausnahme des dorsalen Schuppenendes; das Keilbein mit Ausnahme der beim Menschen als innere Lamelle der flügelförmigen Fortsätze bezeichneten, bei vielen Säugetieren als Flügelbeine selbständig bleibenden Knochen; Pyramide und Warzenfortsatz des Schläfenbeins; Gehörknöchelchen, Siebbein und Nasenmuscheln. Die Verknöcherung des Schädels beginnt beim Menschen im dritten Monat.

Die Deck- oder Belegknochen entstehen streng genommen auf dem Primordialschädel entweder in dem der Haut oder der Schleimhaut der Kopfdarmhöhle zugehörigen Bindegewebe. Sie bilden das knöcherne Schädeldach und die knöcherne Grundlage des Gesichtsschädels.

Es sind dem Kopfskelete eigentlich fremde Bildungen, nämlich Reste eines bei niederen Wirbeltieren neben dem Achsenskelet vorhandenen Hautskelets, das bei den Amnioten mit Ausnahme gewisser Reptilien (z. B. Krokodile, Schildkröten) und weniger Säuger (z. B. der Gürteltiere) völlig rückgebildet und nur am Kopfe erhalten wird, um durch Bildung der Deckknochen zur Ergänzung des inneren Skeletes beizutragen. Es verbindet sich bei den Säugetieren so innig mit letzterem, daß man bei ihnen den Knorpelschädel, die Ersatz- und die Belegknochen nur in früheren Stadien der Ossifikation als gesonderte Teile erkennen kann. Ersatz- und Belegknochen treten dann sehr bald zu einer Knochenkapsel zusammen, deren doppelter Ursprung sich völlig verwischt.

Als Belegknochen entstehen: der oberste Teil der Hinterhauptsschuppe; das paarige oder einfache Zwischenscheitelbein; die Scheitelbeine; die Schläfenbeinschuppe; die Stirnbeine; die Flügelbeine; der Paukenteil des Schläfenbeins; die Gaumenbeine; die Pflugschar; die

Nasenbeine; die Tränenbeine; die Jochbeine, die Oberkiefer, Zwischenkiefer und Unterkiefer.

Während der Verknöcherung des Schädels bleiben zwischen den noch nicht bis zur gegenseitigen Berührung ausgebildeten Knochen des Schädeldachs bindegewebige Bezirke, die Fontanellen, vorübergehend bestehen. Die weitere Ausbildung der Knochen, welche sich dann durch Fugen oder Nähte miteinander verbinden, bedingt den Schluß der Fontanellen.

Der occipitale Knochenkomplex, welcher zum Hinterhauptsbein zusammentritt, besteht aus vier typischen Ersatzknochen: Dem Basalteile, den beiden Seitenteilen und der Schuppe. Mit der Schuppe kann das als Deckknochen entstehende Interparietale verwachsen (Mensch).

Der das Schläfenbein aufbauende temporale Knochenkomplex besteht aus dem durch Verknöcherung der Ohrkapsel und der Parietalplatte gelieferten Petrosum, der Squama, der Pars tympanica und dem Processus styloideus.

Das Petrosum des Menschen geht Ende des fünften Monats aus sechs oder noch mehr Knochenkernen hervor (Schwein, Schaf). Die knöcherne aus dem Felsenbeine ausschälbare Labyrinthkapsel entsteht durch Ossifikation vom Endost der Ohrkapsel aus, welche auf das Bindegewebe des Labyrinthes und des inneren Gehörganges übergreift.

Die Schläfenschuppe des Menschen und der Säugetiere bildet sich als Deckknochen am seitlichen Umfange der Ohrkapsel und vereinigt sich mit dem Tympanicum. Zwischen Schuppe und Mandibula entsteht das Kiefergelenk.

Das Tympanicum legt sich anfangs des dritten Monats als zarter Deckknochenring am seitlichen Teil des Meckelschen Knorpels an, erreicht erst allmählich seine spätere Breite und bleibt bei vielen Säugetieren ein selbständiger Knochen.

In der achten Woche erscheint beim Menschen der das Keilbein aufbauende Knochenkomplex und synostosiert später. Bei den Säugetieren bleibt vielfach ein getrenntes vorderes und hinteres Keilbein bestehen. Vom Keilbeinkörper greift die Verknöcherung auch auf das Septum nasi über. Die Seitenlamellen der flügelförmigen Fortsätze entstehen als Deckknochen. Ebenfalls als Deckknochen entsteht der obere Rand der Alae temporales und bleibt unter Umständen als Intertemporale selbständig.

Siebbein und Keilbeinmuscheln gehen durch Verknöcherung des hinteren Teiles des knorpeligen Nasengerüstes ohne Beteiligung von Deckknochen hervor. Beim Menschen verknöchert die hintere Kuppel der Nasenhöhle jederseits selbständig zum Ossiculum Bertini. Die Cellulae ethmoidales werden beim Menschen teilweise erst durch Verknöcherung abgekammert.

Die Nasenmuschel verknöchert beim Menschen selbständig zwischen dem 5.—7. Monat.

Das Scheitelbein ossifiziert von zwei in der 11. und 12. Woche übereinanderliegenden Zentren aus. Sie verschmelzen im Laufe des vierten Monats zu einer Knochenschale. An Stelle der früheren Grenze bildet sich der Scheitelhöcker. Unterbleibt die Vereinigung, so entsteht ein geteiltes Scheitelbein.

Das Interparietale kann als selbständiger Deckknochen nachträglich mit den Scheitelbeinen oder mit der Hinterhauptsschuppe verschmelzen.

Das Stirnbein legt sich als paariger Deckknochen über dem Rande der Orbitalflügel des Keilbeins und der Cartilago sphenoethmoidalis in der 7.—8. Fetalwoche vor der Olfactoriuslücke an. Sein Knochenkern entspricht dem späteren Stirnhöcker.

Von der ersten Anlage aus entsteht in der neunten Woche die Pars orbitalis. Dazu kommen noch accessorische Knochenkerne für die Spina nasalis, den Processus zygomaticus und den hinteren Teil der Pars orbitalis. Gegen Ende des ersten Lebensjahres findet sich die erste Spur des Sinus frontalis. Die paarigen Stirnbeine verwachsen in der Regel in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres. Die Stirnzapfen der Hohlhörner, z. B. des Rindes, und die Geweihe der hirschartigen Tiere sind Fortsatzbildungen des Stirnbeines, die selbstverständlich erst nach der Geburt auftreten.

Das Tränenbein entsteht auf der Seitenwand des hintersten Abschnittes der knorpeligen Nasenkapsel als Deckknochen. Seine Verknöcherung beginnt beim Menschen Ende des dritten Monats.

Die Nasenbeine erscheinen als Belegknochen auf dem Dache des Knorpelseptums, das unter ihnen mehr oder minder schwindet. Die Flugschar bildet sich dagegen am unteren Teile der Nasenscheidewand, den sie kielartig mit zwei Platten umfaßt. Sie entstehen beim Menschen im dritten oder vierten Monat.

Der paarige Zwischenkiefer verschmilzt in der 8.—9. Woche mit den Maxillaria. Ausbleiben dieser Verschmelzung veranlaßt doppelte Hasenscharte und Gaumenspalte.

Der Oberkiefer entsteht als Deckknochen Ende des zweiten oder Anfang des dritten Fetalmonats aus fünf Knochenkernen, die Ende des vierten Monats unter sich und mit dem Incisivum verschmelzen. Ein selbständiger Kern besteht für die seitlichen Teile mit der lateralen Hälfte der Orbitalfläche und der Außenwand der Alveolen der Mahlzähne, ein zweiter für den medialen hinteren Teil des Körpers und für die mediale Hälfte der Orbitalfläche, ein dritter für die Gesichtsfläche über dem Eckzahn und für den Processus frontalis, ein vierter für den Processus palatinus, die mediale Lamelle des Alveolarfortsatzes und für den vorderen Teil der Nasalfläche des Körpers, ein fünfter für die Gegend des Sulcus und der Crista lacrimalis. Mit dem Oberkiefer verbindet sich die Kiefermuschel. Die Kieferhöhle bildet sich vom achten Monat an nach Schwund der Nasenkapsel und nimmt nach Durchbruch der Zähne an Geräumigkeit zu. Die Bildung des Alveolarfortsatzes beginnt schon im vierten Embryonalmonat, ist aber erst mit dem 20.—26. Jahre vollendet. Abhängig in seiner Ausbildung und Größe von der Zahl und Entwicklung der Zähne wird der Oberkiefer für die Entwicklung des Gesichtsschädels maßgebend.

Das Jochbein entwickelt sich ohne Beziehung zum Knorpelschädel Ende des zweiten Fetalmonats aus einheitlicher Anlage.

Das Gaumenbein legt sich im zweiten oder dritten Fetalmonat als Deckknochen am Boden des Nasenrachenganges als ein Knochenkern an. Sein aufsteigender Fortsatz wächst an der Innenfläche der seitlichen Nasenkapselwand empor und trennt die Knorpel der unteren und später auch der mittleren Muschel von der bald darauf zugrunde gehenden Wand der Nasenkapsel ab.

Das Flügelbein entsteht ebenfalls als Deckknochen.

b) Das knöcherne Splanchnocranium. Verknöcherung des Kieferbogens.

Hammer und Ambos verknöchern beim Menschen durch Autostose im vierten oder fünften Monate von je einem im Hammerhalse beziehungsweise im langen Fortsatze des Ambos gelegenen Knochenkerne aus. Dicht vor der Hammeranlage entsteht der Processus anterior am ventro-medialen Umfang des Meckelschen Knorpels als Deckknochen.

Die Mandibula bildet sich Ende des zweiten Monates zum weitaus größten Teil auf der Außenseite des Meckelschen Knorpels als Belegknochen. Dazu kommen noch drei accessorische ebenfalls verknöchernde Knorpelkerne ohne Beziehung zum Meckelschen Knorpel im Bindegewebe, nämlich einer im Processus condyloideus, einer im Processus temporalis und einer im Angulus mandibulae. Der verknöchernde Unterkiefer umhülst schließlich den Meckelschen Knorpel als Knochenröhre nahezu vollkommen und nimmt an seinem oberen Rande den Processus alveolaris ausbildend die Zahnanlagen auf.

Das Kiefergelenk entsteht zwischen dem vom Perichondrium umhüllten Knorpel des Condylus und dem vom Periost bekleideten Squamosum. Das hier gelegene Bindegewebe verdichtet sich bei 55 mm langen menschlichen Embryonen zum Discus articularis. Über ihm und unter ihm entsteht eine Gelenkspalte.

Die höchst auffallende Gliederung des Meckelschen Knorpels und sein indirekter gelenkiger Zusammenhang durch den Hammer mit dem Ambos werden verständlich im Lichte der vergleichenden Anatomie. Hammer- und Amboskuorpel sind nach Lage und Verbindung dem großen knorpeligen Palato-quadratum und Mandibulare der Haie gleichwertig, welche bei diesen Fischen als Kieferapparat funktionieren. Mit dem Auftreten von Verknöcherungen wird der Unterkiefer bei Knochenfischen, Amphibien und Reptilien zu einem sehr komplizierten Organsystem. Vor allem wächst das dem Unterkiefer der Säugetiere entsprechende Dentale zu bedeutender Größe heran und nimmt, nachdem es den Meckelschen Knorpel umhülst hat, in seinem Processus alveolaris die Zähne auf. Dieser ganze Apparat ist im primären Kiefergelenk zwischen Palato-quadratum und Articulare beweglich. Bei den Säugetieren und dem Menschen aber hat sich ein neues sekundäres Kiefergelenk zwischem dem Processus condyloideus des Dentale, welches nun allein zum leistungsfähigen Unterkiefer wird, und der Schläfenschuppe gebildet.

Dadurch werden die bei Knochenfischen, Amphibien und Sauropsiden beim Kauen beteiligten Gebilde neuen Funktionen entgegengeführt. In dem primären Hammer- und Ambosgelenk ist das Dentale bei Säugetieren und beim Menschen nicht mehr beweglich.

Der Hammer (Articulare) und Ambos (Quadratum) werden als für den Kauakt überflüssig auf dem Wege des Funktionswechsels in den Dienst des Gehörorganes gestellt. Das zwischen dem langen Fortsatze des Hammers bis zur Eintrittstelle in den knöchernen Unterkiefer am Foramen mandibulare reichende Stück des Meckelschen Knorpels wird zum bindegewebigen Ligamentum mediale der Mandibula. Der im Canalis mandibularis noch vorhandene Rest des Meckelschen Knorpels wird allmählich resorbiert, doch findet man beim neugeborenen

Menschen noch Reste in der noch nicht verknöcherten, bei vielen Säugetieren zeitlebens durch Bindegewebe verbundenen Unterkiefersymphyse. Aus diesem Reste gehen auch die meist paarigen später mit dem Kinn verschmelzenden und die Protuberantia mentalis des Menschen bildenden Ossicula mentalia hervor.

Verknöcherung des Zungenbeins.

Die Verknöcherung des Steigbügels beginnt gewöhnlich erst bei menschlichen Embryonen von 21 cm von einem Ossifikationspunkt in der Fußplatte aus und ist Ende des sechsten Monats beendet.

Das obere mit der knorpeligen Ohrkapsel verbundene Ende des Zungenbeinbogens verknöchert und verbindet sich beim Menschen mit dem Felsenbein und dem Tympanicum. Der frei hervortretende Teil wird zum Processus stylohyoideus. Das kleine ventrale vom Ligamentum stylohyoideum gelegene Stück des Reichertschen Knorpels wird zum knöchernen Cornu minus des Menschen.

Das große Zungenbeinhorn verknöchert von einem Kerne, der Zungenbeinkörper aber von zwei bald miteinander verschmelzenden Kernen aus.

Der Schädel unterliegt auch nach seiner Verknöcherung und nach der Geburt im extrauterinen Leben bei den verschiedenen Wirbeltieren noch bedeutenden Umwandlungen. Sie sprechen sich vor allem in einem mehr oder minder auffälligen Überwiegen des Gesichtsschädels über den Hirnschädel aus. Die mit der Entwicklung der Bezahnung und dem Zahnwechsel einhergehende weitere Ausbildung der Kiefer und Kaumuskulatur sowie die Ausbildung der Hornzapfen und Lufthöhlen kommen hierbei neben der Entwicklung des Gehirnes und des Hirnschädels als die wichtigsten Faktoren in Betracht.

3. Entwicklung des Gliedmaßenskelets.

Bezüglich der ersten Anlage der Gliedmaßen verweise ich auf die S. 165 u. ff. gegebene und durch die Fig. 105, 119 und 120 illustrierte Schilderung.

Die stummelförmigen Extremitätenanlagen bestehen anfangs, mit Ausnahme der hereinsprossenden Blutgefäße, der Muskeln, der Nerven und des epithelialen Überzugs des Hornblattes aus gleichartigen Mesenchymzellen. Aus ihnen gehen durch histologische Differenzierung, abgesehen von den Sehnen und Fascien, die Skeletteile und ihre bindewebigen Hilfsorgane, die Gelenkkapseln und Bänder, hervor.

Auch das Extremitätenskelet durchläuft ein bindegewebiges und knorpeliges Entwicklungsstadium, ehe es in Knochen umgewandelt wird.

Die einzelnen Knorpelteile des Skelets entstehen nacheinander vom Rumpfe gegen die Peripherie zu.

Während ihrer Entwicklung übertrifft die Brustgliedmaße die Beckengliedmaße an Größe und Gliederung.

Wie die vergleichende Anatomie und Paläontologie einwandslos beweist, bildet die Pentadaktylie den Ausgangspunkt für die verschiedenen, z. T. sehr reduzierten Hand- und Fußformen der Säugetiere. So ist bei den Huftieren eine Reduktion des Hand- und Fußskelets entweder in der Weise eingetreten, daß nur ein besonders entwickelter Finger resp. eine Zehe (Unpaarhufer, Perissodaktylen, z. B. Pferd), oder zwei besonders ausgebildete Finger oder Zehen den Boden berühren und als Stützen für den Rumpf verwendet werden (Paarhufer oder Artiodaktylen, z. B. bei den Rindern und Schweinen). Mit diesen Reduktionen des Hand- und

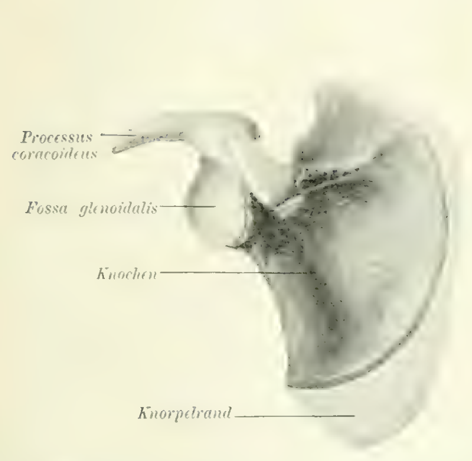


Fig. 306. Schulterblatt eines neugeborenen Kindes. Natürliche Größe. Knorpel hell, Knochen dunkel.



Fig. 307. Oberer Extremitätengürtel mit Oberarm eines menschlichen Embryos aus dem fünften Monat. Kaliglyzerinpräparat. Knorpel hell, Knochen dunkel.

Fußskelets haben sich dann noch mehr oder minder weitgehende Veränderungen auch in der Mittelhand und dem Mittelfuße, der Hand- und Fußwurzel, ja sogar am Unterarm und Unterschenkel kombiniert.

Durch den aufrechten Gang wurde die Brustgliedmaße des Menschen von der Arbeit eines Stützorgans für den Körper entlastet und zu einem Greiforgan. Der vielseitigen Möglichkeit der Verwendung seiner Brustgliedmaße verdankt der Mensch neben seiner intellektuellen Überlegenheit seine bevorzugte Stellung in der gegenwärtigen Organismenwelt.

Bei den Quadrupeden dagegen ist durch die einseitige Verwendung der Brustgliedmaße als Stütze für den Vorderleib auch deren knöcherner Aufhängegürtel sehr wesentlich reduziert worden. Der Aufhängegürtel der Beckengliedmaße, welcher unter allen Verhältnissen die feste Verbindung der jede Ortsbewegung einleitenden hinteren Extremität mit

dem Achsenskelet des Rumpfes zu übernehmen hat, erweist sich als konservativer und bleibt wohl entwickelt.

In dem anfänglich gleichartigen Mesenchym der Extremitätenanlagen verdichten sich unmittelbar vor dem Einwachsen der Nerven (in die Brustgliedmaße des Menschen in der vierten, in der Beckengliedmaße in der fünften Woche) bestimmte Stellen, die dann in hyalinen Knorpel umgewandelt werden.

Der Verknöcherungsprozeß des knorpeligen Extremitätenskelets verläuft im wesentlichen in ähnlicher Weise wie an dem knorpeligen Achsenskelet auf dem Wege enchondraler und perichondraler Ossifikation.

Die kleinen Knochen der Hand- und Fußwurzel verknöchern durch enchondrale Ossifikation meist von einem, seltener von zwei Knochenpunkten aus. Von dem Knochenkerne aus wird allmäh-



Fig. 308. Unterarm eines menschlichen Embryos aus dem fünften Monat. Kaliglyzerinpräparat. Knorpel hell, Knochen dunkel.

lich fast der ganze Knorpel bis auf eine dünne, als Gelenkknorpel zurückbleibende Rindenschicht durch Knochen ersetzt.

Die Ossifikation der Hand- und Fußwurzelknochen tritt viel später ein als die Verknöcherung der Knorpelzylinder, aus denen die langen Röhrenknochen hervorgehen. Die Verknöcherung derselben leitet sich durch perichondrale Ossifikation ein, die in der Mitte des Knorpelzylinders in der Weise Platz greift, daß die Knorpelhaut sich in Beinhaut umwandelt und den Knorpel mit einer Knochenhülse umgibt.

Das knorpelige Knochenmodell wächst durch Wucherung seiner beiden knorpeligen Enden noch beträchtlich in die Länge. Durch fortgesetzte Auflagerung weiterer Knochenlamellen seitens der Beinhaut wird die Knochenhülse um die Diaphyse unter Um- und Rückbildung des von ihr eingeschlossenen Knorpels immer dicker und dehnt sich zugleich peripher weiter und weiter gegen die Enden des Knorpels zu aus.

Die Knochenhülse wird zur Rindensubstanz. Von ihr aus wachsen gefäßhaltige Bindegewebszüge in den Knorpel ein und lösen seine Grundsubstanz auf. Dadurch entstehen die Markräume. Durch

Bildung von Knochengewebe auf den stehengebliebenen Knorpelbrücken bildet sich die Spongiosa innerhalb der Rindensubstanz aus. Diese Spongiosa wird aber allmählich von der Mitte des Knochens aus wieder resorbiert und durch weiches, blutreiches Mark ersetzt. Damit hat die anfänglich solide Anlage des Röhrenknochens ihre Markhöhle erhalten.

Im Gegensatze zum Mittelstück oder zu der Diaphyse des Röhrenknochens ossifizieren dessen beide knorpelige Endstücke oder Epiphysen beträchtlich später als die Diaphysen durch enchondrale Verknöcherung von je einem Knochenkerne aus.

Unter beständiger Größenzunahme der knöchernen Diaphysenscheide und der Epiphysenkerne, welche die Epiphysenknorpel bis auf die dünne, als Gelenkknorpel bestehenbleibende Knorpelrinde in Knochen überführen, wird die ganze Anlage des Röhrenknochens — eine dünne, zwischen Diaphyse und Epiphysen gelegene Knorpelscheibe ausgenommen — in Knochen umgewandelt. Diese Knorpelplatte ist wichtig für das Längenwachstum des Knochens, indem sie durch lebhafte Wucherung ihrer Zellen das durch Verknöcherung an ihren beiden Flächen zur Verlängerung des Knochens verwendete Knorpelgewebe immer wieder ersetzt. Die knöcherne Diaphyse und die beiden verknöcherten Epiphysen vergrößern sich demnach auf Kosten dieses Knorpelrests. Mit dessen Verschwinden ist das Längenwachstum des Röhrenknochens endgültig abgeschlossen, und Diaphyse und Epiphysen werden zu einem einheitlichen Knochen vereinigt, während sie am jungen Knochen leicht durch Maceration trennbar sind.

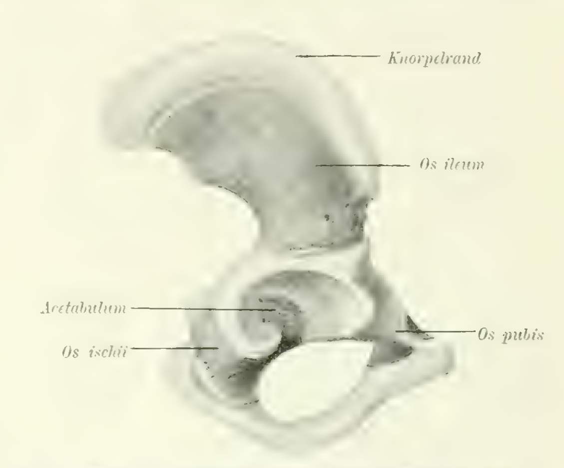


Fig. 300. Seitenansicht der rechten Beckenhälfte eines neugeborenen Kindes. Natürliche Größe. Knorpel hell, Knochen dunkel.

Zu diesen drei typischen Ossifikationsstellen sämtlicher Röhrenknochen (Oberarm- und Oberschenkelknochen: Knochen des Vorarmes und Unterschenkels, der Mittelhand und des Mittelfußes: der Finger- und Zehenglieder) kann sich nach der Geburt namentlich am Oberarm- und Oberschenkelknochen noch eine schwankende Anzahl von Nebenknochenkernen für gewisse Fortsätze und Höcker gesellen, die erst sehr spät mit dem Hauptknochen verschmelzen.

Beim Menschen gestaltet sich die Verknöcherung im einzelnen folgendermaßen: Am Schultergürtel verknöchert zuerst, schon in der siebenten Embryonalwoche, beim Menschen die Clavicula von ihrer Mitte aus, und vergrößert sich durch knorpeligen und dann ossifizierenden Zuwachs rasch derart, daß sie schon im dritten Monate eine Länge von 8—9 mm erreicht. In ihrer sternalen Epiphyse entsteht um die Zeit der Pubertät ein zweiter Knochenkern, der aber erst im 22.—25. Jahre mit dem Hauptstücke verschmilzt.

Im Schulterblatt erscheint ein Hauptkern bei Beginn des dritten Monats, der sich bald über die ganze Knorpelanlage ausbreitet. Nur der dorsale Rand, der Rückenwinkel, der Processus coracoideus, die Cavitas glenoidalis und das Akromion bleiben noch beim Neugebornen, oder wie der Dorsalrand der Scapula bei den Huftieren, zeitlebens knorpelig. Im ersten Jahre entsteht ein weiterer Kern für den Processus coracoideus; dazu kommen noch zur Zeit der Pubertät Kerne, von denen die für den Rabenschnabelfortsatz, das Akromion und die Gelenkgrube die wichtigsten sind. Zwischen dem 22. und 25. Jahre sind in der Regel alle Kerne zum einheitlichen Knochen verschmolzen.

Die Diaphyse des Oberarmbeins verknöchert in der achten Woche. Die Epiphysen sind zur Zeit der Geburt gewöhnlich noch knorpelig, bis auch in ihnen durch je einen Knochenkern im ersten Jahre die Verknöcherung einsetzt und im zweiten Jahre durch je einen im Tuberculum majus und minus auftretenden und je einen in der Trochlea und im Epicondylus medialis sich bildenden Kern sich ergänzt. Zwischen 16 und 20 Jahren ist die Verknöcherung vollständig.

In der Ulna und dem Radius beginnt die Verknöcherung der Diaphyse Ende des zweiten Monats. In den noch lange nach der Geburt knorpeligen Epiphysen erscheinen zuerst in den unteren, dann in den oberen Kernen und erst im fünften Jahre im Radius, im sechsten in der Ulna. Dazu kommen noch Nebenkerne. Die obere Epiphysenfuge synostosiert im 16., die untere im 19.—20. Jahre.

Sämtliche schon im zweiten Monate knorpelig angelegten Carpuselemente verknöchern vom 1.—12. Jahr von je einem Knochenkern aus erst nach der Geburt. Bei Embryonen des zweiten Monats erscheint distal vom Naviculare ein auch bei manchen Säugern vorkommendes Zentrale. Es verschmilzt gewöhnlich vom dritten Monate ab mit dem Naviculare oder bleibt ausnahmsweise, wie auch beim Orang, als gesonderter Knochen bestehen.

Die Metacarpalien beginnen um die Mitte des dritten Monats, die Phalangen aber schon vor ihnen um die Mitte des zweiten Monats zu verknöchern. Auffallenderweise beginnt zuerst von allen Teilen der Hand die Ossifikation an der Spitze der Endphalangen, dann folgt die Verknöcherung der Grund- und zulezt die der Mittelphalangen. Bei der Geburt sind die Metacarpalien und Phalangen nahezu vollkommen verknöchert. Accessorische Kerne in den Epiphysen und Phalangen verschmelzen erst nach der Pubertät mit den Diaphysen.

Der Beckengürtel besteht aus den paarigen Hüftbeinknorpeln, deren jeder aus der späteren Darmbeinschaufel und einer das Foramen obturatum begrenzenden Knorpelspange für das spätere Scham- und Sitzbein besteht. Die Verknöcherung setzt mit einem Kern im Darmbeine im dritten Monate, mit einem oder zwei Kernen im absteigenden Sitzbeinaste im 4.—5. Monate und einem oder seltener zweien im horizontalen Schambeinaste ein (5.—7. Monat). Beim Neugebornen sind noch der Darmbeinkamm, der ganze Pfannenrand und die Pfanne, der absteigende Scham- und der aufsteigende Sitzbeinast sowie der Sitzbeinhöcker und die Spina ossis ischii knorpelig (Fig. 309). Zwischen dem 6.—14. Jahre entstehen da, wo die Knochen im Acetabulum zusammenstoßen, noch drei Epiphysenkerne und ein ebensolcher an der Facies auricularis des Ileum sowie am Symphysenende des Schambeins. Dazu kommen noch Nebenkerne, vor allem ein in der Pfanne auftretendes Os ace-

tabuli. Die Synostosierung in der Pfanne tritt erst im 17.—18. Jahre ein. Im Oberschenkel tritt der Diaphysenkern Ende des zweiten Monats, der Kern der distalen Epiphyse aber stets kurz vor der Geburt auf und gilt als Zeichen der Reife des Kindes. Der proximale Epiphysenkern bildet sich erst nach der Geburt. Dazu kommen noch Nebenkerne im Trochanter major und minor. Diese Kerne verschmelzen im 17.—24. Jahre.

Auch die Tibia und Fibula ossifizieren von der Diaphyse aus gegen Ende des zweiten Monats. In ihren bei der Geburt noch knorpeligen Epiphysen treten im 1.—3. Jahre Knochenkerne auf. Zwischen dem 18. und 20. Jahre synostosieren die Epiphysenkerne mit denen der Diaphyse, und zwar zuerst die distalen, dann die proximalen.

Die schon im zweiten Monate knorpelige Patella entwickelt ihren Knochenkern im 1.—3. Jahre.

Von den Fußwurzelknochen ossifizieren der Calcaneus im sechsten, der Talus im siebenten Monat vor der Geburt und ebenso das Cuboid; im 1.—4. Jahre das Naviculare und die Cuneiformia. Zum Calcaneus kommt noch ein zwischen dem sechsten und zehnten Jahre auftretender Nebenkern, der mit ihm nach der Pubertät verschmilzt.

An den Metatarsalien und Zehenphalangen läuft die Verknöcherung im wesentlichen, nur etwas später, in derselben Weise wie an der Hand ab und beginnt von der medialen Fußseite aus. Die nicht selten knorpelige und synostotische Verschmelzung der zweiten und dritten Phalanx der fünften Zehe des Menschen weist auf eine ähnliche Verkümmerung der kleinen Zehe der Kulturrassen infolge von mangelhaftem Gebrauche hin, wie wir sie auch vom Steißbein kennen.

Überzählige Knochenelemente im Carpus und Tarsus sind nicht gerade selten und z. T., wie beispielsweise das Os trigonum am Calcaneus, durch selbständig gebliebene Knochenkerne bedingt. Auch Vermehrung der Finger und Zehen beobachtet man bei Menschen und Tieren (Hyperdaktylie) ebenso wie die Verminderung (Hypodaktylie) durch Verwachsung (Syndaktylie) oder mangelnde Anlage (Agenesie). Die bei Spalthufern und auch beim Pferde beobachtete Hyperdaktylie darf aber nicht schlechtweg als Rückschlag zur pentadaktylen Stammform betrachtet werden, sondern ist meist eine durch Verdoppelung eines Fingers oder einer Zehe bedingte Mißbildung. Echte Atavismen an Hand und Fuß der Spalt- und Einhufer durch Ausbildung längst abortiv gewordener Zehen oder Finger gehören zu den allergrößten Seltenheiten (atavistische Hyperdaktylie). Ein Fall von Anlage des Daumens oder der großen Zehe ist beim Pferde, obwohl der Huf für den ersten Knochenstrahl noch als „Kastanie“ in rudimentärer Form besteht, überhaupt noch nie beobachtet worden.

4. Entwicklung der Gelenke.

Die im Bindegewebe durch histologische Differenzierung sich anlegenden Teile des Knorpelskelets bleiben entweder durch Bindegewebsreste, welche meist eine derbere und faserige Struktur aufweisen und sich so zu besonderen Bändern umwandeln, miteinander in Verbindung.

Während sich diese einfache Art der Syndesmose oder Fuge an Regionen mit beschränkter Beweglichkeit, z. B. zwischen den Wirbelkörpern in Gestalt der polsterartig verdickten Zwischenwirbelscheiben, zeitlebens erhalten kann, bildet sich an anderen Stellen, wie z. B. in der Symphysis sacro-iliaca, ein Halbgelenk, oder es leitet sich an

anderen, mit freierer Beweglichkeit begabten Gebieten des Skelets eine kompliziertere Art der Gelenkverbindung ein.

Das zellenreiche, an Stelle der späteren Gelenkhöhle zwischen den knorpeligen Skeletteilen gelegene Gewebe, die „Zwischenscheibe", wird durch die auf ihre Kosten wachsenden Knorpelenden von der Peripherie her vermindert, schwindet schließlich, und die Knorpelenden berühren sich dann gegenseitig. Gleichzeitig haben sich noch, ehe eine Gelenkhöhle entstanden ist, die typischen Formen der Gelenkenden schon mehr oder weniger an dem noch unbeweglichen Gelenke ausgebildet.

Da zu dieser Zeit die Muskeln noch nicht funktionsfähig sind, können sie auch nicht durch ihre Kontraktionen die Gelenkenden durch gegenseitiges Abschleifen und gegenseitige Anpassung infolge der durch die Muskelkontraktionen gegebenen Verschiebung während des Embryonalzustandes auf mechanische Weise bilden, wie irrigerweise angenommen wurde.

Die für jedes Gelenk eigentümliche Gestaltung der Gelenkenden im Embryo ist vielmehr eine ererbte.

Nach Schwund des die knorpeligen Gelenkenden trennenden Zwischengewebes tritt zwischen letzteren eine schmale Spalte, die erste Anlage der primitiven Gelenkhöhle auf. Sie trennt die auch nach der Verknöcherung noch von einem dünnen unverbrauchten Knorpelrest überzogenen Gelenkenden und wird nach außen durch das von einem Skeletteil zum anderen verlaufenden Bindegewebe, das sich ins Periost der respektiven Skeletteile fortsetzt, umschlossen. Dieses Bindegewebe scheidet sich in eine äußere derbe, fibröse Lage, das Kapselband, und eine innere, der Gelenkhöhle zugewendete, gefäßreichere und weichere Lage, die Synovialhaut, welche die Bildung der Gelenkschmiere übernimmt. Fortsätze derselben, die Synovialzotten oder -falten sind Reste des unverbrauchten, zwischen den Gelenkenden gelegenen Zwischengewebes. Die Hilfs- oder Verstärkungsbänder sind durch funktionelle Inanspruchnahme verdickte oder selbständig gewordene Faserbündel der Gelenkkapsel.

Zwischen inkongruenten Gelenkenden können sich beträchtliche Überbleibsel des zellenreichen Zwischengewebes erhalten, sich in ein derbes Fasergewebe umwandeln und als Faserknorpel oder Zwischengelenksknorpel zwischen den Gelenkenden einschalten. Entweder teilen sie dann die Gelenkspalte, wie eine Scheidewand, in zwei Unterabteilungen, oder falls sich die Gelenkenden streckenweise berühren und nur teilweise durch Zwischengewebe getrennt sind, schieben sie sich keilartig von der Gelenkkapsel aus in die Gelenkhöhle vor und trennen so dieselbe in Unterabteilungen, die mit der eigentlichen Höhle kommunizieren (halbmondförmige Knorpel des Kniegelenkes).

Dort wo im Bindegewebe entstandene Belegknochen miteinander in Verbindung treten (Kiefergelenk), besteht die dünne, einen Teil des Gelenkfortsatzes des Unterkiefers und die Gelenkgrube der Schläfenschuppe überziehende, unverknöcherte Bindegewebsschicht. Sie wird gewöhnlich fälschlich als Knorpel beschrieben.

Im Laufe des vierten Monates sind beim menschlichen Embryo sämtliche primitiven Gelenke angelegt.

Mit Eintritt der in der zweiten Hälfte des Fetallebens eintretenden Muskelkontraktionen und noch mehr durch den Einfluß der Muskeltätigkeit nach der Geburt werden die primitiven Gelenke noch weiter ausgebildet und ihre Gelenkenden gleichsam noch ausgeschliffen und so zu den definitiven Gelenken umgewandelt.

IV. Die Entwicklung des Harn-Geschlechtsapparates.

Die Organe des Harn-Geschlechtsapparates stehen nicht nur zeitlebens durch die Verbindung ihrer Ausführungsgänge in engster anatomischer und physiologischer Beziehung zueinander, sondern gehen auch aus einem gemeinsamen, durch ein bestimmtes Gebiet des Cölomepithels gegebenen Mutterboden hervor. Die Aufeinanderfolge von drei nacheinander entstehenden Nierensystemen und die wechselnd weitgehende Rückbildung mehr oder minder umfangreicher Teile der Anlage des Geschlechtsapparates, die bei niederen Wirbeltieren dauernde Leistungen übernehmen, gestalten die Entwicklung des Harngeschlechtsapparates bei den Amnioten sehr eigenartig.

1. Die Entwicklung des Harnapparates,

soweit dieser aus der Vorniere und Urniere sowie aus dem primären Harnleiter besteht, darf aus der auf S. 126 gegebenen Darstellung als bekannt vorausgesetzt werden.

Auf der Höhe ihrer Entwicklung reichen die rechts und links vom Darme gelegenen sehr umfangreichen Urnieren aus der Halsregion bis in die Beckenregion, z. B. beim Kaninchen, bis zum 29. Urwirbel. Ihr Ausführungsgang, der primäre Harnleiter oder Urnierengang (Wolffscher Gang), mündet beiderseits in die Kloake.

Die als Ausstülpung des Hinterdarmes entstandene Allantois wird nämlich durch den auf der Bauchseite des Embryos in kranialer Richtung sich verschiebenden Rand der hinteren Darmpforte U-förmig von dem mit ihr kommunizierenden Hinterdarm abgebogen (Fig. 311 A) und durch den Verschluß des Leibesnabels in die außerhalb der Bauchhöhle gelegene Allantois (beim Menschen Allantoisrudiment) und in den röhrenförmigen, innerhalb der Bauchhöhle mit dem Hinterdarme zusammenhängenden Allantoisstiel oder die Allantoiswurzel geschieden. Diese bildet somit einen hinter der Kloakenhaut gelegenen

Raum zur Aufnahme des End- und Schwanzdarmes sowie des primären Harnleiters, die Kloake.

Die überraschenden Angaben, nach welcher sich die Nach- oder Dauerniere, der Metanephros, aus zwei ursprünglich voneinander unabhängigen Anlagen entwickelt, sind durch neuere Untersuchungen nicht nur bestätigt, sondern auch verständlicher geworden.

Bei den Amnioten wird nämlich nicht das ganze Urnierenblastem zur Bildung der Urnierenkanälchen verbraucht, sondern teilweise zur Ausbildung der Harnkanälchen der Nachniere verwendet.

Hinter dem letzten kaudalen Urnierenkanälchen bleibt noch ein Rest von Urnierenblastem, der z. B. bei dem Kaninchen von dem kaudalen Urnierenpol bis zur Mündungsstelle des primären Harnleiters

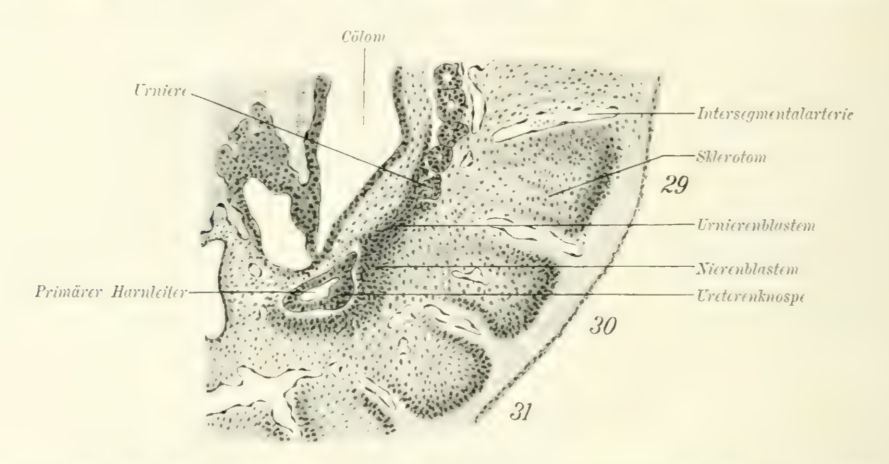


Fig. 310. Kaudales Ende der Urniere mit der Anlage der Ureterknospe. Kaninchenembryo. Nach Schreiner. Vergr. ca. 60 : 1.

in die Kloake am Anfange des 32. Urwirbels reicht (Fig. 310). Der beim Kaninchen etwa im Bereiche des 30. Urwirbels gelegene Teil des Urnierenblastems geht zugrunde. Der im Bereiche des 31. und 32. Urwirbels gelegene Rest aber wird zur Bildung der sezernierenden Teile der Nachniere.

Dieses Nachnierenblastem oder kurzweg Nierenblastem besteht aus dicht gelagerten an Kernteilungsfiguren reichen, sich intensiv färbenden Zellen. Es liegt an der medialen Seite des primären Harnleiters und geht mit seiner Peripherie ohne scharfe Grenze in das umgebende Mesenchym über. Bei Kaninchenembryonen auf diesem Entwicklungsstadium und bei menschlichen Embryonen von 5—8 mm aus der vierten Woche stülpt sich ferner zwischen dem 31. und 32. Urwirbel aus dem dicht über seiner Mündung spindelförmig erweiterten primären

Harnleiter die Ureterenknospe aus, welche das Material für die ausleitenden Wege der Nachniere liefert.

Die Ureterknospe wächst dorsal aus und sondert sich in einen Stiel, den bleibenden Harnleiter oder Ureter, und in ein ihm aufsitzendes endständiges Bläschen, das primäre Nierenbecken (Fig. 311 *B*). Aus seiner Wand entsteht dann das ableitende Kanal-

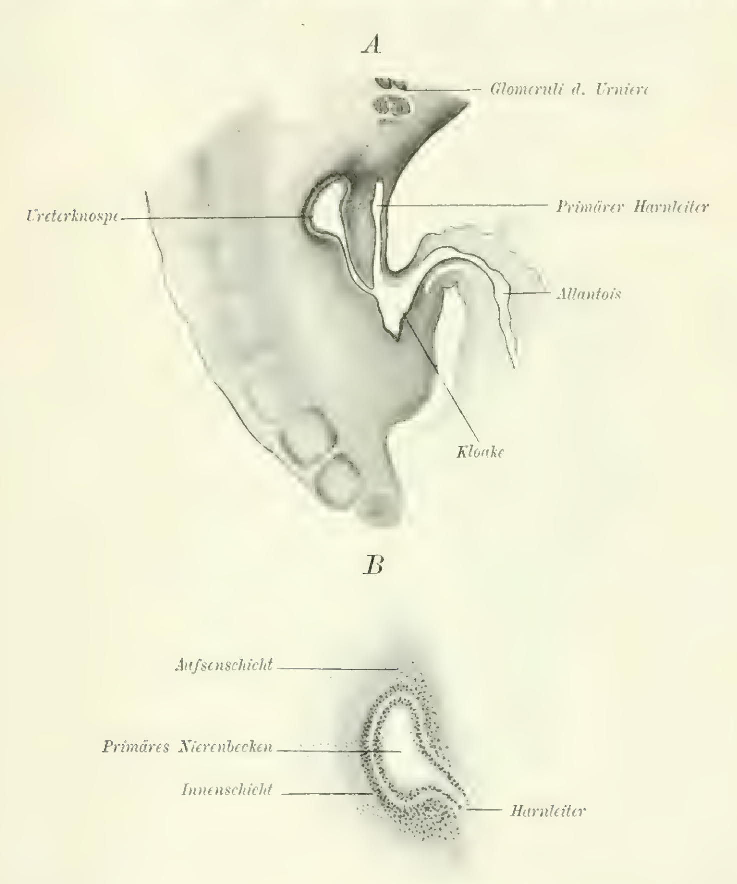


Fig. 311 *A*. Längsschnitt durch die Nachnierenanlage eines Schweineembryos von 11 mm Länge. Vergr. ca. 50 : 1. *B*. Die Nachnierenanlage desselben Embryos stärker vergrößert. Vergr. ca. 120 : 1.

system der Nachniere, die Sammelröhren und die Ductus papillares.

Bei der Bildung der Ureterenknospe und des primären Nierenbeckens wird auch das Nachnierenblastem mit ausgestülpt und von dem Urnierenblastem getrennt. Es überkleidet nun kappenartig die Ureterenknospe bis zum Beginne des Harnleiters und sondert sich (bei menschlichen Embryonen der fünften Woche) in eine dichtere kernreiche Innen- und lockere Außenschicht.

In diesem Entwicklungsstadium besteht die Nachnierenanlage

1. aus dem Stiel der Ureterenknospe, dem Ureter;
2. aus der Hohlknospe selbst oder der Anlage des primären Nierenbeckens, und endlich
3. aus dem die Ureterenknospe kappenartig umhüllenden Nierenblastem, das sich in die Innen- und Außenschicht gesondert hat.

Die ganze Anlage mit allen ihren Teilen kann nun als Nachnieren- oder kurzweg Nierenknospe bezeichnet werden. Während des weiteren Auswachsens des Ureters flacht sich die dorsale Seite

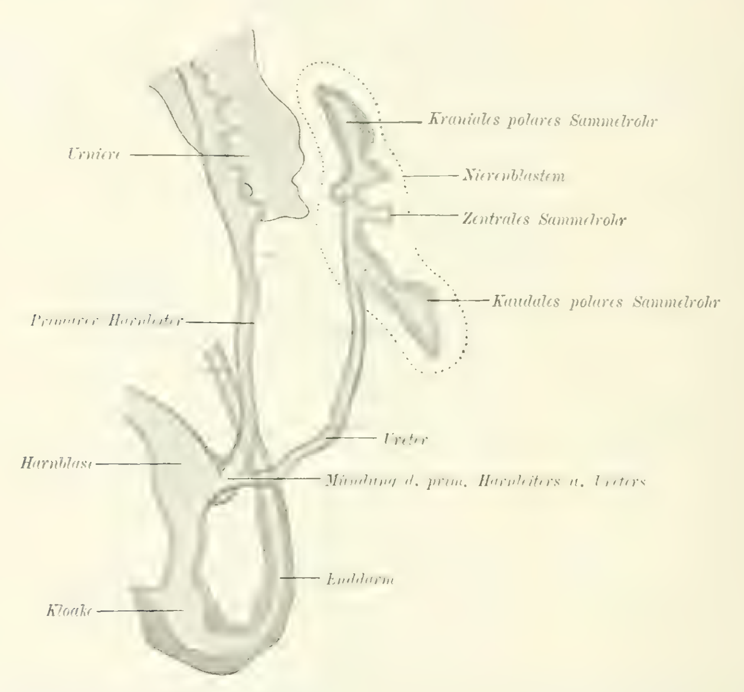


Fig. 312. **Profilkonstruktion der Nierenanlage eines menschlichen Embryos von 11,5 mm Länge. Nach Schreiner. Vergr. ca. 50 : 1.**

der Nachnierenknospe, sobald sie die Wirbelsäule erreicht hat, etwas ab, während das primäre Nierenbecken in einen kranialen und kaudalen Schenkel auswächst. Unter beständiger Verlängerung des Harnleiters verschiebt sich die Niere rechts und links von der Wirbelsäule immer weiter kranialwärts. Gleichzeitig nimmt das primäre Nierenbecken an Geräumigkeit zu und dreht seine dorsale Wand seitwärts, seine ventrale einwärts. So erreicht die Niere schon bei menschlichen Embryonen von 12—13 mm ihre bleibende Lage und Stellung.

Die weitere Ausbildung der ausleitenden Harnwege geht nun von dem mit einschichtigem Zylinderepithel ausgekleideten primären Nierenbecken aus.

Bei menschlichen Embryonen von 32—33 Tagen und etwa 10—12 cm Länge verlängert sich nämlich das primäre Nierenbecken in einen kaudalen und einen kranialen Blindsack, zu den p o l a r e n S a m m e l r ö h r e n I. O r d n u n g. Zu diesen gesellen sich bei Embryonen von 11,5 cm Länge noch zwei z e n t r a l e S a m m e l r ö h r e n I. O r d n u n g in der Nähe des Ureterursprungs (Fig. 312).

Aus dieser Grundlage entstehen auf sehr einfache Weise die 12—13 Generationen von Sammelröhren. Die periphere Wand der endständigen Bläschen der Sammelröhren I. Ordnung gabelt sich, und

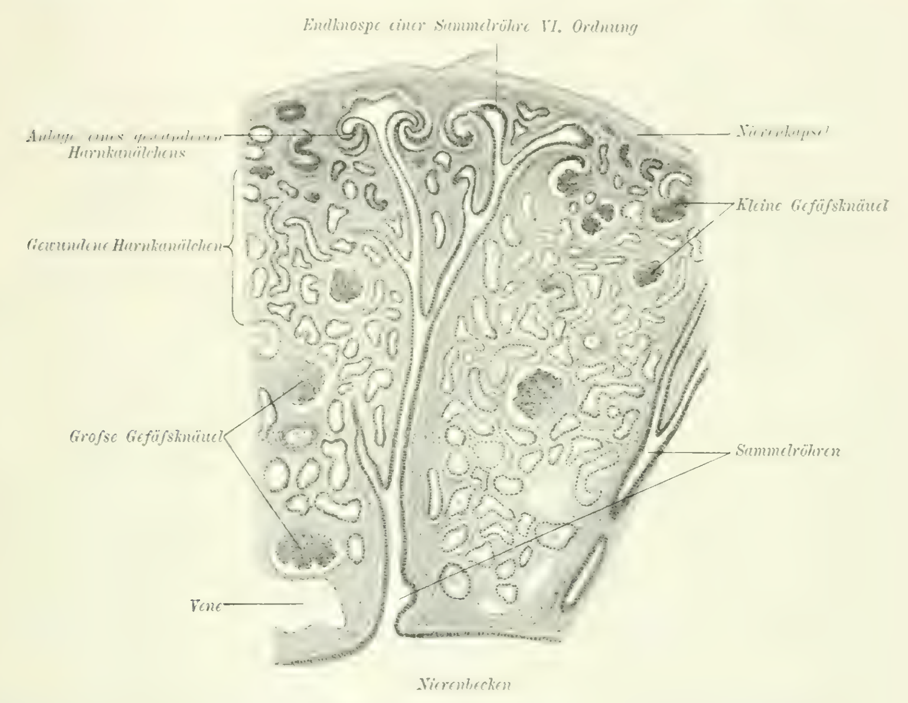


Fig. 313. Schnitt durch die Nierenanlage eines Schweineembryos von 6,2 cm Länge. Vergr. ca. 50 : 1.

die beiden durch eine Kerbe getrennten Teile wachsen zu einer neuen Generation, zu S a m m e l r ö h r e n II. O r d n u n g aus. Durch Wiederholung dieses Vorganges entstehen dann aus deren Endbläschen wieder Sammelröhren III. und aus diesen wieder solche IV. Ordnung usw., bis endlich dieser Sprossungsvorgang mit der Bildung der letzten Generation der t e r m i n a l e n S a m m e l r ö h r e n bei 14 cm langen menschlichen Embryonen im fünften Monate abschließt.

Die jüngsten Sammelröhren erreichen stets die sehr früh aus der Außenschicht des Nierenblastems gebildete, die Niere umschließende K a p s e l.

Während der Bildung und Vermehrung der Sammelröhren wächst die Nierenanlage nicht unbeträchtlich. Gleichzeitig wird durch die radiär auswachsenden Sammelröhren die zuerst einheitliche Innenschicht des Nierenblastems in einzelne, den blinden Enden der Sammelröhrenbüschel kappenartig aufsitzende zwei- bis dreischichtige Epithelmäntel zerlegt. Diese werden bei jeder weiteren dichotomischen Sprossung des bläschenförmigen Endes einer Sammelröhre zur Bildung neuer Sammelröhrengenerationen ebenfalls wieder geteilt und durch die neu entstehenden Sammelröhren ausgestülpt.

Die Entwicklung des sekretorischen Teils der Niere, oder der Harnkanälchen beginnt lange bevor die Entwicklung der Ureterverzweigung mit der Bildung der terminalen Sammelröhren abschließt, schon bei menschlichen Embryonen von 2 cm Länge.

Beide Prozesse, Vermehrung der Sammelröhren sowie Anlage und Vermehrung der Harnkanälchen, geschehen also gleichzeitig.

Die Harnkanälchen bilden sich nur aus den Nierenblastemkappen, und zwar in derselben Art und Weise wie die Urnierenkanälchen aus dem Urnierenblastem.

Meist legen sich zwei Harnkanälchen gleichzeitig an, indem sich aus der Blastemkappe epitheliale Kugeln sondern, deren Zellen sich alsbald zu der künftigen Lichtung des Kanälchens zentrieren. Die Kugeln werden dann wie in der Urniere zu Bläschen, zu den Nierenbläschen. Diese strecken sich, ihr Epithel wird ungleich hoch, denn es flacht sich an seiner der Ampulle abgewandten Seite ab. Das Bläschen wird T-förmig. Der Längsbalken wird zum Hauptkanälchen, der Querbalken wächst zur Bowmannschen Kapsel aus. Nun bricht das Hauptkanälchen in den Ampullenhals durch (menschliche Embryonen von 2,5 cm) und setzt somit den sekretorischen Apparat mit den Verzweigungen des ableitenden Apparates in Kommunikation. Man kann nun an dem verlängerten S-förmig gekrümmten Harnkanälchen einen oberen Bogen zur Verbindung mit dem Sammelrohr, ein Mittelstück und einen unteren Bogen zur Bildung der Bowmanschen Kapsel unterscheiden (Fig. 314 *A*).

Diese Sonderung von Zellenkugeln und Harnkanälchenanlagen aus dem sich durch Zellvermehrung immer wieder ergänzenden und durch neue Sammelröhren peripher verschobenen Nierenblastem wiederholt sich parallel der Ausbildung der verschiedenen Generationen von Sammelröhren in mehrfacher Schichtung. Die jüngsten Kanälchenanlagen liegen demnach am meisten peripher, die ältesten zentral um das Nierenbecken herum (Fig. 313).

Bei einfachen unipapillaren Nieren (z. B. beim Pferde und Kaninchen liegt die Neubildungszone der Harnkanälchen der fächerförmigen Anordnung der Harnkanälchen wegen als einheitliche Zone

nur in der Peripherie der Niere. Bei den zusammengesetzten multipapillaren Nieren (z. B. beim Schweine, Rinde und Menschen) zerfällt die Neubildungszone allmählich in mehrere kappenartige Teilzonen, die bis zum Nierenbecken herunterreichen und so die Niere in die einzelnen Renculi scheiden.

Die Neubildung der Harnkanälchen ist bei dem sieben Tage alten Kinde beendet. Da sich beim Menschen zwei bis vier Sammelröhren I. Ordnung bilden, so wird die menschliche Niere auch nur aus maximal vier Sammelrohrsystemen bestehen müssen. Jedes der vier Sammelrohrsysteme bildet mit seiner Rindenkappe eine primäre Nieren-

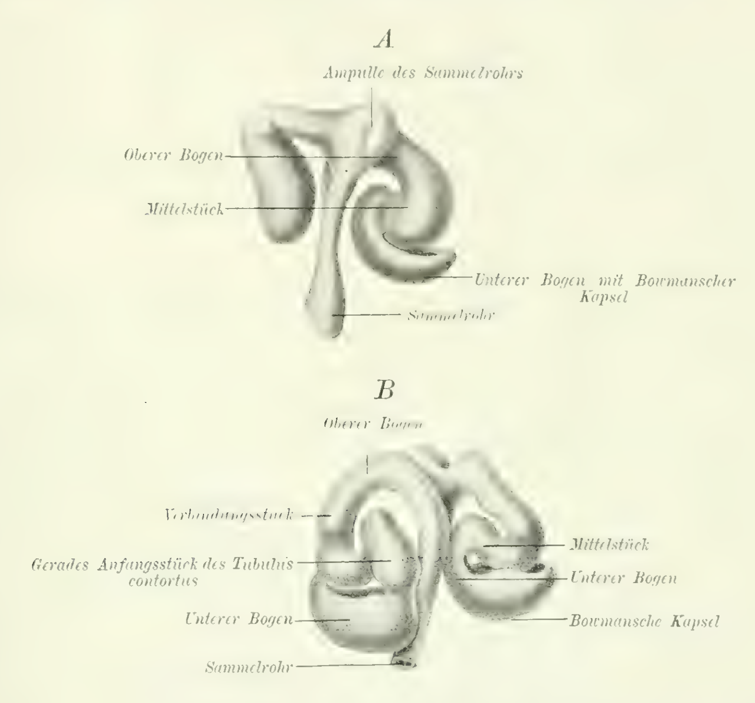


Fig. 314 *A* und *B*. Zwei Modelle über die Anlage der Harnkanälchen von menschlichen Embryonen. Nach Störk. Vergr. ca. 300 : 1.

pyramide (Embryonen der 9.—10. Woche) und zwar zwei polare und zwei zentrale in der Nierenmitte. Die radiäre Anordnung der einzelnen Sammelrohrsysteme bedingt durch ihre Entfaltung namentlich an den freien Seiten der polaren Pyramiden die konkave Krümmung der Niere um das Nierenbecken. Das zwischen den Ureterverzweigungen und den ersten Harnkanälchen übrige Mesenchym wird zum Bindegewebe des späteren Nierensinus. Ebenso bleiben zwischen den primären Pyramiden bis zum Sinus renalis herabreichende Mesenchymreste, neben welchen die Neubildungszonen der Harnkanälchen als primäre Columnae corticales bestehen. Gleichzeitig bedingen die

primären Pyramiden auch an der Nierenoberfläche eine Lappung (siehe Fig. 327), deren Trennungsfurchen auf dem Schnitte den primären Columnae entsprechen.

Die weiter schreitende Ausbildung des Sammelrohrsystems bedingt in einer primären Pyramide Unterabteilungen, welche den ersten Verzweigungen entsprechen. Unter gleichzeitiger Bildung neuer sekundärer und tertiärer Columnae sondern sich die primären Pyramiden in sekundäre, tertiäre usw. So nimmt die Lappung der Niere parallel ihrer weiteren Entwicklung zu.

Das primäre Nierenbecken ist infolge seiner Streckung und der Abgabe von Ästen auf eine schmale Spalte verengt worden. Außerdem münden in das primäre Nierenbecken nur vier primäre Sammelröhren I. Ordnung.

Das enge primäre Nierenbecken wird in das geräumige Nierenbecken der fertigen Niere durch Einbeziehung der stark erweiterten zentral gelegenen Sammelröhren übergeführt.

Das fertige Nierenbecken besteht also aus dem primären Nierenbecken und aus einer Anzahl erweiterter und in dessen Wand einbezogener Sammelröhren. Die periphere Grenze dieser Einbeziehung wird durch die Calyces renales markiert.

Die Einbeziehung der Wand der Sammelröhren in die Wand des Nierenbeckens ist bei den verschiedenen Säugetieren eine sehr verschiedene und bedingt die verschiedene Form ihrer Nieren. Bis zum Eintritt der Einbeziehung der Sammelröhren ist die Nierenentwicklung bei allen Säugetieren eine vollkommen gleichartige.

Beginnt die Reduktion der zentralen Sammelröhren an der ersten Ureterteilung und am kranialen und kaudalen Schenkel des Nierenbeckens, dann wird sie zur Bildung einer ungeteilten Niere (z. B. Pferd, Kaninchen) führen. Beginnt sie aber an der zweiten oder den folgenden Teilungen des Ureters, dann wird sie die Bildung einer geteilten Niere veranlassen, wie wir sie z. B. bei den Affen und bei dem Menschen, dem Rinde, Schweine, Bären und Fischotter finden. Die ungeteilte Niere muß als die primäre Form betrachtet werden.

Je nach dem mehr oder minder ausgedehnten Reduktionsprozeß und je nach der Länge der reduzierten Sammelröhren entstehen die verschiedenen Formen des menschlichen Nierenbeckens mit ihren mehr verästelten oder mehr ampullären Formen.

An den S-förmig gebogenen sich verlängernden Harnkanälchen unterscheidet man (Fig. 314 A) einen oberen Bogen, ein Mittelstück und einen unteren Bogen, in welchen das Mittelstück in scharfer Knickung übergeht. Der untere Bogen hat die Form eines Löffels mit hohler Wand und hohlem gegen die Löffelmulde vorspringendem Stiele. Das aus dem oberen Bogen- und Mittelstück bestehende „Hauptkanälchen“ sondert sich in die Länge wachsend in folgende Abschnitte: in ein in das Sammelrohr mündendes Verbindungsstück; in das Schalt-

stück: in die Henlesche Schleife; in den gewundenen sowie in den geraden Teil des Tubulus contortus und endlich in die Bowmansche Kapsel, die aus dem unteren Bogen des S hervorgeht.

Die ersten Glomeruli finden sich bei 3 cm langen menschlichen und etwa 2½ cm langen Schweine- und Schafembryonen, die letzten Glomeruli entwickeln sich beim Menschen sieben Tage nach der Geburt. Die Glomerusbildung ist also kurz nach der Geburt beendet. Infolge der Schichtung der verschiedenen Generationen der Harnkanälchen müssen auch die Malpighischen Körperchen in Schichten liegen.

Die Malpighischen Körperchen entstehen aus dem löffelförmig verbreiterten unteren Bogen und dem Mittelstück der S-förmig gekrümmten Kanalanlage. In der Spalte zwischen dem Mittelstück und dem unteren Bogen wuchert Mesenchym ein und erweitert sie, während gleichzeitig die ersten Gefäßschlingen sichtbar werden. An ihnen kann man sehr bald ein Vas afferens, ein System kapillarer Schlingen und ein Vas efferens unterscheiden.

Damit ist der Glomerulus gegeben. Die älteren zentral gelegenen Glomeruli sind stets größer als die peripheren jüngeren, ein Gegensatz, der sich erst gegen Ende des ersten Lebensjahres ausgleicht. Von da ab bis zur abgeschlossenen Pubertätsperiode sollen dann sämtliche Glomeruli beim Menschen ihren Durchmesser verdoppeln.

Außerdem fallen aber schon während der ersten Embryonalmonate beim Menschen, Schwein und Rinde exzessiv wachsende, zentral gelegene Glomeruli (Fig. 313) auf und werden mit dem zugehörigen Harnkanalsystem vermutungsweise als provisorisch funktionierender Teil der noch unfertigen Niere betrachtet, welcher nach deren vollkommener Ausbildung wieder spurlos verschwindet.

Nachdem die Bowmansche Kapsel die Glomeruli vollkommen umwachsen hat, flachen sich deren Epithelien, mögen sie nun die Glomerulusschlingen oder die Kapselwand bedecken, ab.

Der Scheidung in die fünf aus dem oberen Bogen hervorgehenden Abschnitte eines Harnkanälchens entspricht auch die histologische Sonderung ihres Epithelbelages. Sie schreitet von den Malpighischen Körperchen aus peripher vor und veranlaßt die Ausbildung der für die einzelnen Kanalabschnitte eigentümlichen Epithelbeläge. Gleichzeitig wächst aus dem aufgeknäuelten Mittelstück die Henlesche Schleife aus (menschliche Embryonen von 24 cm) und scheidet das aufgeknäuelte Mittelstück in den mit der Bowmanschen Kapsel endenden Tubulus contortus und in das gegen das Verbindungsstück zu gelegene Schaltstück. Nach der Geburt wachsen die Tubuli contorti noch beträchtlich in die Länge und Weite und bilden dann die äußerste glomeruluslose Rindenschicht der Niere (Cortex corticis).

Die zentrale Grenze der Rinde gegen das Mark wird durch die innerste Schicht der Glomeruli, die periphere durch die schon im zweiten Monate auftretende Nierenkapsel gebildet. Die Marksubstanz wird dagegen erst nach beendigter Reduktion der Sammelröhren durch das Längenwachstum der noch vorhandenen Sammelröhren und durch die Ausbildung der Henleschen Schleifen gegen Ende des vierten Embryonalmonates beim Menschen fertig gestellt. Durch eine bei menschlichen Embryonen von 9—13 cm Länge längs der Pyramidenbasis auftretende Ausstrahlung der Sammelröhren leitet sich die Bildung der Markstrahlen ein und nimmt bis zur Geburt zu.

Die Papillen entstehen durch Längenwachstum der Sammelröhren mittlerer Ordnung — die inneren sind zur Ergänzung des Nierenbeckens verbraucht — bei menschlichen Embryonen von 19—30 cm Länge. Anfangs schmal, nehmen sie durch die immer zahlreicher einwachsenden Henleschen Schleifen rasch an Dicke zu. Die auf ihnen mündenden Sammelröhren heißen nun Ductus papillares.

Das Bindegewebe und die glatte Muskulatur der Niere entsteht teils aus dem nach Bildung der Harnkanälchen übrig bleibenden Nierenblastem, teils scheint es mit den Blutgefäßen in die Niere einzuwachsen. Die Glashäute der Harnkanälchen und Sammelröhren sowie die Bowmanschen Kapseln entstehen nach Art der Basalhäute.

Während die normale Niere allmählich bis in ihre definitive Lage kranialwärts verlagert wird, bleiben mit ihren kaudalen Polen verschmolzene sogenannte „Hufeisennieren" stets an der Teilungsstelle der Aorten liegen. Zu ihrer Bildung disponiert die bei menschlichen Embryonen von 2 cm bis zur Berührung genäherte Stellung der beiden unteren Nierenpole.

Es wird als unwahrscheinlich betrachtet, daß die Urniere und Nachniere im embryonalen Leben der Amnioten als Harnorgane funktionieren, da, z. B. beim Menschen, überhaupt keine blasenförmige Allantois und auch keine Harnblase in der ersten Zeit vorhanden und der Sinus urogenitalis erst bei 14 mm langen Embryonen nach außen eröffnet ist. Trotzdem fehlen Stauungserscheinungen des Harnes. Ferner beweisen nierenlose Embryonen die Möglichkeit intrauterinen Wachstums auch ohne Nierenfunktion. Die Ausscheidung der in Wasser löslichen stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukte muß somit wohl im Bereiche der Allantois oder im Gebiete des früh entwickelten Chorionkreislaufs und später in der Placenta durch die Nabelgefäße geschehen. Bei Schweineembryonen von 1 cm Länge ab finde ich aber sowohl in den Urnieren- wie bei solchen von 8 cm in den Nierenkanälchen reichliches Sekret. Die Frage nach der Funktion der Urnieren bedarf jedenfalls noch bei den einzelnen Typen eingehender Untersuchung.

Die Entwicklung der Harnblase und der Harnröhre.

Die Harnblase entsteht bei den Amnioten zum größeren Teil aus der Kloake, zum kleineren aus dem eigentlichen Allantoisstiel, somit aus der Darmanlage. Dazu kommt noch ein aus der Mündung beider Ureteren hervorgegangener, also mesoblastisches Material enthaltender

Teil. Die Harnblase ist also keine einheitliche Bildung. Beim Menschen münden die primären Harnleiter zuerst dicht neben dem kaudalen Rande der Kloakenmembran in die Kloake. Später wird ihre Mündung dadurch dorsal verschoben, daß dieser zwischen ihren Mündungen und der Kloakenmembran gelegene Teil stärker als seine Umgebung wächst.

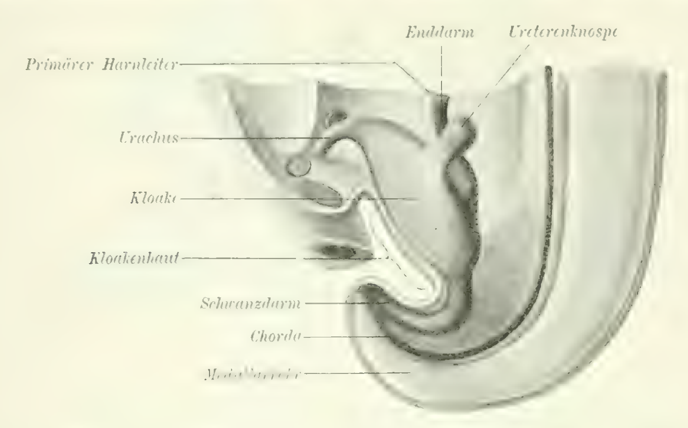


Fig. 315. Modell der Kloake eines menschlichen Embryos von 6,5 mm. Nach Keibel.

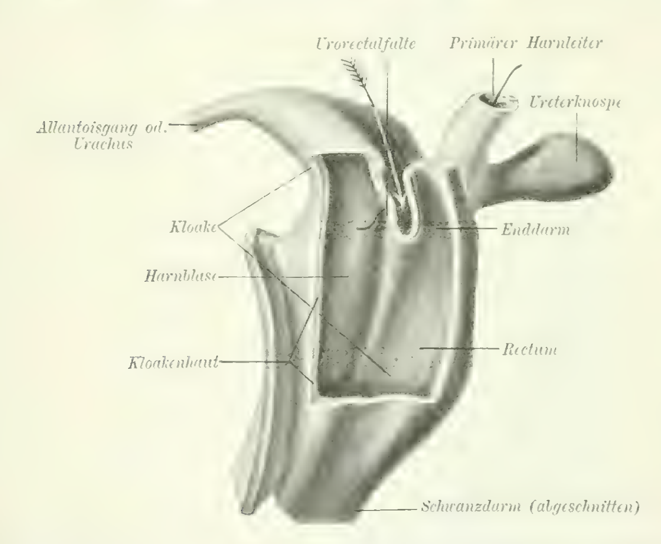


Fig. 316. Modell der Sonderung der Kloake in Urinblase und Mastdarm von einem etwas älteren menschlichen Embryo. Nach Keibel. Die Mündung des primären Harnleiters in der Kloake ist durch eine feine Sonde markiert.

Die Kloake wird ferner durch eine in kaudaler Richtung einspringende und vorrückende Bogenfalte in einen dorsalen Teil, den Mastdarm und in einen ventralen Teil, den Kloakenrest geschieden (Fig. 316). Die beiden Schenkel dieser Falte springen als Urorectalfalten frontal rechts und links in die Kloake vor, nähern sich einander

und verwachsen mit ihren Scheiteln zum Septum urorectale (menschliche Embryonen von 3,2 mm). Aus dem Allantoisstiel entsteht beim

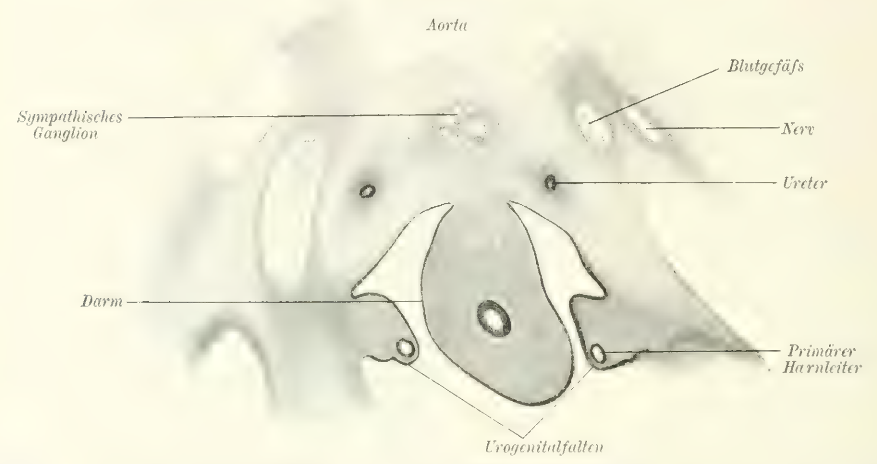


Fig. 317. Querschnitt durch die Beckenregion des menschlichen Embryos von 1,9 cm (Fig. 119 *B*). Vergr. ca. 70 : 1 mit Urogenitalfalten und primärem Harnleiter. Von dem Müllerschen Gang ist nur das Kopfende angelegt (siehe Fig. 326); der Gang ist also in diesem Schnitte nicht vorhanden.

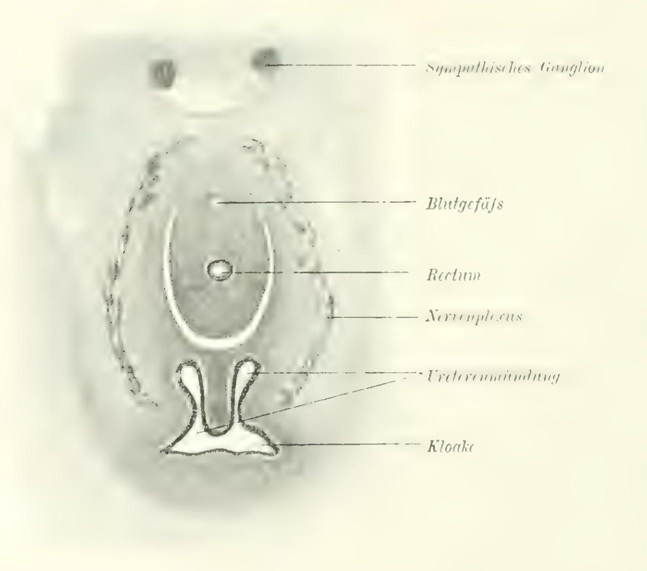


Fig. 318. Querschnitt durch die Einmündungsstelle der beiden Uteren in die Harnblase bei dem menschl. Embryo von 1,9 cm. Vergr. ca. 70 : 1.

Menschen nur der Blasenscheitel mit dem Urachus. Der untere Teil der vom Mastdarme abgetrennten Harnblasenanlage wird zur Harnröhre, welche sich in den Sinus urogenitalis, den gemein-

samen Raum zur Aufnahme der Harnröhrenmündung und des Sinus genitalis, öffnet (Fig. 319). Die äußere anatomische Scheidung in Mastdarm und Blase wird durch Sonderungen im Kloakenepithel vorbereitet. Das Epithel des Darmabschnittes bleibt prismatisch, das des Blasenabschnittes flacht sich dagegen ab.

Bei menschlichen Embryonen von 15,0 cm Länge ist die Scheidung im Mastdarm und Blase schon eine vollständige.

Durch das Weitergreifen der Urogenitalfalte in kaudaler Richtung liegt die Mündung der primären Harnleiter schließlich kranial von deren freier Kante (Fig. 316).

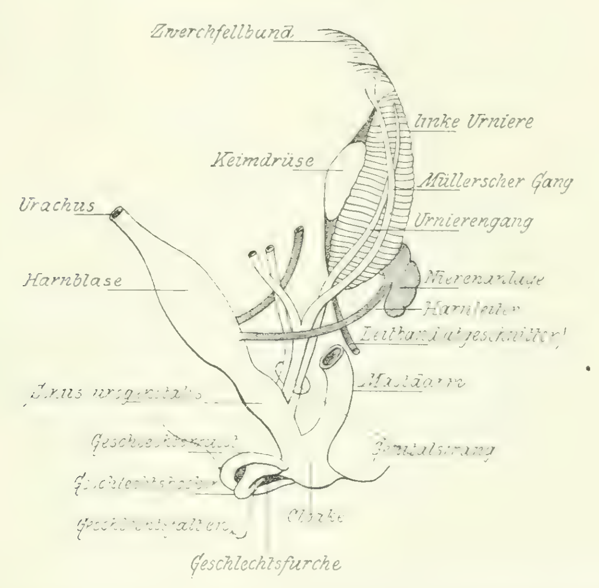


Fig. 319. Sonderung der indifferenten Anlage des Harngeschlechtsapparates und Entstehung der Harnblase sowie des Sinus urogenitalis.

Während der Aufteilung der Kloake in Blase und Mastdarm vollziehen sich die Trennung der Ureterenmündung von der Mündung der primären Harnleiter und Verschiebungen an den Mündungsstellen dieser beiden Abfuhrwege (vergleiche die Fig. 316 und 319).

Der Stiel der Ureterenknospe wird nämlich von der medialen Seite des primären Harnleiters auf dessen laterale Seite verschoben. Nach Beendigung dieser Verschiebung erweitern sich die Mündungsstücke der primären Harnleiter und werden in die Harnblasenwand aufgenommen (Fig. 318). D u r c h d i e s e E i n b e z i e h u n g d e r E n d s t ü c k e d e r p r i m ä r e n H a r n l e i t e r i n d i e H a r n b l a s e n w a n d t r e n n e n s i c h d i e M ü n d u n g e n d i e s e r u n d d e r b l e i b e n d e n U r e t e r e n. Die Ureterenmündungen liegen nun lateral, die Mündungen der primären

Harnleiter oder Urnierengänge medial. Durch Auswachsen des zwischen der Mündung des primären Harnleiters und des Uterus gelegenen Wandstückes der Harnblasenanlage wird die Ureterenmündung beiderseits kopfwärts verlagert (Fig. 319). Das zwischen den Mündungen der Ureteren und der Mündung der primären Harnleiter gelegene hauptsächlich aus dem Mündungsstücke der primären Harnleiter hervorgegangene Gebiet der Blasenwand wird zum Trigonum vesicae.

Zwischen der achten und neunten Woche setzt sich bei menschlichen Embryonen die erweiterte Harnblasenanlage durch eine seichte Ringfurche von der Harnröhre ab (Fig. 319). Die Harnblase nimmt nun Schlauch- oder Spindelform an und behält sie bis zur Geburt bei. Zu der Epithel- und Bindegewebsschicht der Harnblase gesellen sich bei menschlichen Embryonen von 3—4 cm schon deutliche glatte Muskelfasern als erste Andeutung der Muscularis vesicae. Erst nach der Geburt wird die Harnblase mehr kugelig und rückt in das Becken herunter. Der zum Leibesnabel ziehende und in den Nabelstrang eintretende Teil des Allantoisstieles, der Urachus, schließt sich nach der Geburt und schrumpft zu dem mittleren Blasenband zusammen, welches den Blasenscheitel mit dem Nabel verbindet. Die beiden obliterierten Nabelarterien werden zu den seitlichen Blasenbändern (siehe Fig. 328 u. 329).

In dem mittleren Blasenband können Epithelreste des Urachus unter Flüssigkeitsansammlung Cystenbildung veranlassen. In sehr seltenen Fällen kann der Urachus bei mangelhaftem Verschlusse des Leibesnabels offen bleiben.

2. Entwicklung des Geschlechtsapparates.

Der fertige Geschlechtsapparat besteht bekanntlich bei den männlichen wie weiblichen Säugetieren:

1. aus den paarigen Keimstöcken,
2. aus deren Ausführungsgängen, und
3. aus den Begattungsorganen.

Diesen Geschlechtsapparat vervollständigen noch die akzessorischen Geschlechtsdrüsen.

Der ganze Geschlechtsapparat mit seinen bei beiden Geschlechtern so verschieden gestalteten Organen geht aus einer gemeinsamen indifferenten Anlage hervor, die sich aus den beiden Keimstöcken, den beiden Urnieren mit ihren Ausführungsgängen, den primären Harnleitern und den Müllerschen Gängen aufbaut (Fig. 319 und 321).

Diese gemeinsame Anlage entsteht, abgesehen von den uns schon bekannten Urnieren und ihren Ausführungsgängen, den Urnierengängen oder den primären Harnleitern, in folgender Weise:

a) Indifferenter Zustand der Keimstöcke.

Die Keimstockanlagen entstehen aus einer bestimmten Region der Cölomwand. Das Cölomepithel verdickt sich nämlich beiderseits zwischen dem Darmgekröse und der Urniere und setzt sich dadurch gegen das übrige flachere Cölomepithel ab. So entsteht ein zuerst einschichtiger, aus schlanken Prismenzellen bestehender Epithelstreifen, die Keim- oder Geschlechtsleiste (menschliche Embryonen von 12 cm, Schafembryonen mit 5 cm). Unter dieser verdickt sich das zuerst nur spärliche Mesenchym ebenfalls teils durch Zuwachs vom Epithel der Urniere, teils durch Mesenchymzellen, welche die Epithelien der Keimleiste produzieren, zu einem Mesenchympolster, welches immer deutlicher in das Cölom vorspringt (Fig. 320). So wird die Keimleiste zur Keimfalte, welche die ganze Länge der Bauchhöhle durchzieht und später auf Querschnitten pilzartig gestielt erscheint.

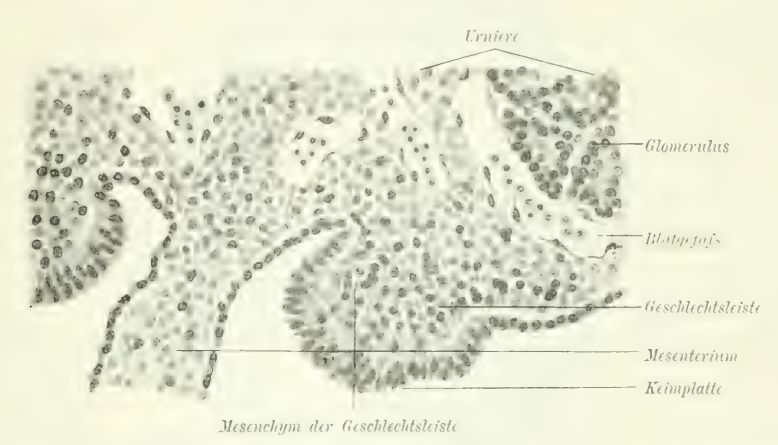


Fig. 320. Querschnitt durch die Geschlechtsleiste eines Hundeembryos von 25 Tagen. Vergr. ca. 300 : 1.

Vom kaudalen Ende der Keimfalte geht ein rundlicher Strang, das Leitband, zur Leistengegend, während die ganze Keimfalte durch ein kurzes Gekröse, das sich in den Bauchfellüberzug der Urniere fortsetzt, mit der Urniere verbunden ist.

In dem verdickten Epithelbelag der Keimfalte sondern sich beim Kaninchenembryo von 13 Tagen, beim menschlichen Embryo von 22 mm einzelne größere hellere Zellen mit helleren bläschenförmigen Kernen, als Keimzellen, Urgeschlechtszellen oder Gonaden. So wird der Epithelüberzug der Keimfalte zum Keimepithel (menschliche Embryonen von 13 mm), das nun aus Cölomepithel- und Urgeschlechtszellen besteht. Man betrachtet letztere als modifizierte Cölomepithelien, ob mit Recht, lasse ich dahingestellt sein.

Das Keimepithel deckt nur den mittleren Teil der Geschlechts-

leiste: der mehr kranialwärts und kaudalwärts gelegene Teil wird nur von zylindrischem Peritonealepithel bekleidet.

Es werden auch außerhalb des Keimepithels beim Menschen Urgeschlechtszellen beschrieben, so am Mesenterium und in der Nähe des Müllerschen Ganges; ob sie wirklich solche sind, ist zweifelhaft.

Die den kranialen Teil der Geschlechtsfalte umhüllenden Cölomepithelien vermehren sich lebhaft und bilden solide, netzförmig sich verbindende Stränge, welche in das Mesenchym des gonalen Teiles einwuchern (2,5 cm lange Schweineembryonen). Man bezeichnet dieses Netzwerk neuestens als R e t e b l a s t e m.

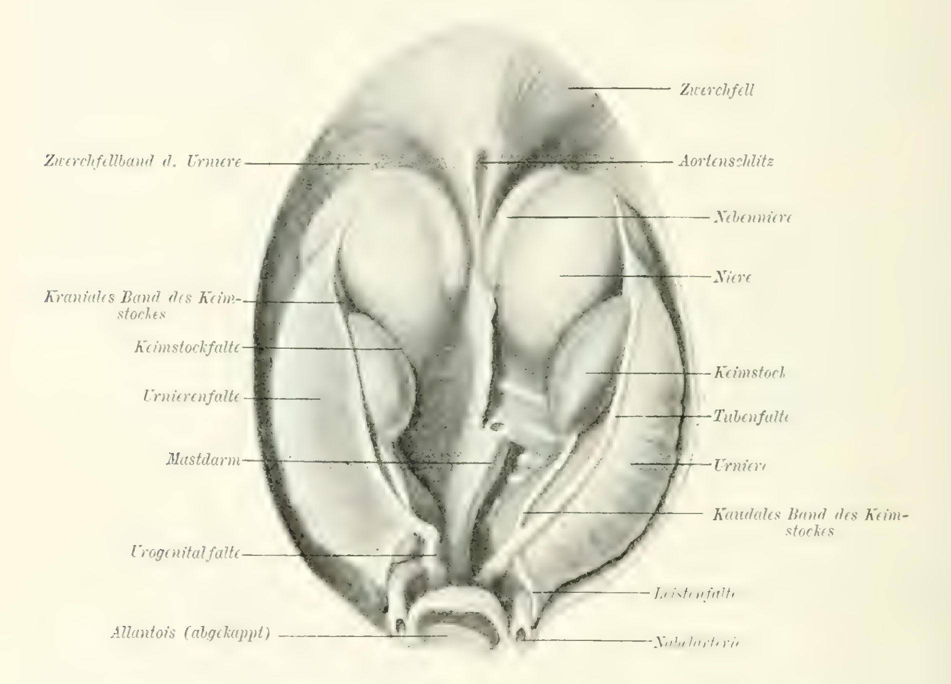


Fig. 321. Urogenitalanlage eines Schweineembryos von 6,2 cm Länge. Vergr. ca. 3 : 1.

Dieses Rete kommt dann in der Folge in die Tiefe der Keimstockanlage zu liegen, überragt sie aber kranialwärts. Die Retestränge bestehen aus kleinen dunklen Zellen und lassen sich dadurch leicht von den Strängen eines zweiten Netzwerks mit dickeren Balken, den K e i m s t r ä n g e n unterscheiden, welche von dem Keimepithelüberzug aus in das Mesenchym einwachsen und Urgeschlechtszellen enthalten.

Zu dem Rete und den Keimsträngen gesellen sich dann noch Kanalsysteme, welche der U r n i e r e entstammen. Je nachdem die Entwicklung zur Ausbildung eines männlichen oder weiblichen Keimstocks führt, sind die Schicksale dieser Teile verschieden.

Ehe wir zur Schilderung dieser speziellen Verhältnisse übergehen, sei noch ein kurzer Blick auf die Genitalanlage im allgemeinen geworfen.

Lockeres Bindegewebe heftet die Urniere an die dorsale Rumpfwand: ihr Bauchfellüberzug bildet eine gegen das Zwerchfell hinziehende Falte, das Zwerchfellband der Urniere (siehe Fig. 321). Aus dem Keimepithel entsteht am Kopfende der Urniere eine trichterförmige, zur Bildung eines anfänglich mit dem Urnierengange zusammenhängenden Kanals führende Einstülpung (Fig. 326). Dieser Kanal, welcher sich bald vom Urnierengang trennt, auf die Ventralseite der Urniere rückt und mit dem Urnierengang in den Sinus urogenitalis mündet, ist der Müllersche Gang (siehe Fig. 319).

Die beiderseitigen Müllerschen und Urnierengänge vereinigen sich mit ihren distalen Enden zu dem äußerlich einheitlichen Genitalstrang (siehe Fig. 319), seitlich werden sie von den Nabelarterien flankiert. Die Müllerschen Gänge verschmelzen im Genitalstrange von der Mitte ihres Verlaufs ab schweifwärts zu einer gemeinsamen Lichtung, dem Sinus genitalis, der zwischen den getrennt bleibenden Urnierengängen in den Sinus urogenitalis endet (s. Fig. 319). Dieser führt in die Kloake, deren weitere Umbildung bei Schilderung der Entwicklung der Begattungsorgane besprochen werden soll. Ein Teil dieser indifferenten Anlage wird nun bei Entwicklung zum männlichen, ein anderer bei der Entwicklung zum weiblichen Geschlechtstypus weiter ausgebildet, während die nicht weiter entwickelten Teile in Form von Hemmungsbildungen als rudimentäre Organe des Geschlechtsapparates bestehen bleiben.

b) Männliches Geschlecht.

Entwicklung des Hodens.

Wenn die Entwicklung der Keimstockanlage männlichen Entwicklungstypus einschlägt, so lösen sich die Keimstränge von dem Keimepithel, dessen Tätigkeit mit der Bildung der Keimstränge erschöpft ist, ab und werden durch eine Bindegewebsschicht, welche sich später zur Albuginea testis verdichtet, dauernd von ihrem Mutterboden getrennt. Das Keimepithel flacht sich ab und wird zum Epithel des Peritonealüberzugs des Hodens. Die Keimstränge werden zu den gewundenen samenbereitenden Hodenkanälchen. Sie anastomosieren unter sich und mit den Strängen des Reteblastems durch kurze engere Verbindungsstücke, die Tubuli recti. Die Stränge des Reteblastems werden zu den Kanälchen des Rete testis, und dieses führt durch die mit ihnen anastomosierenden Kanälchen

des Sexualteiles der Urniere in den primären Harnleiter. Die Kanälchen des Sexualteiles der Urniere, das heißt des kranialen Teiles der Urniere, der zu dem Keimstock in nähere Beziehung tritt, werden

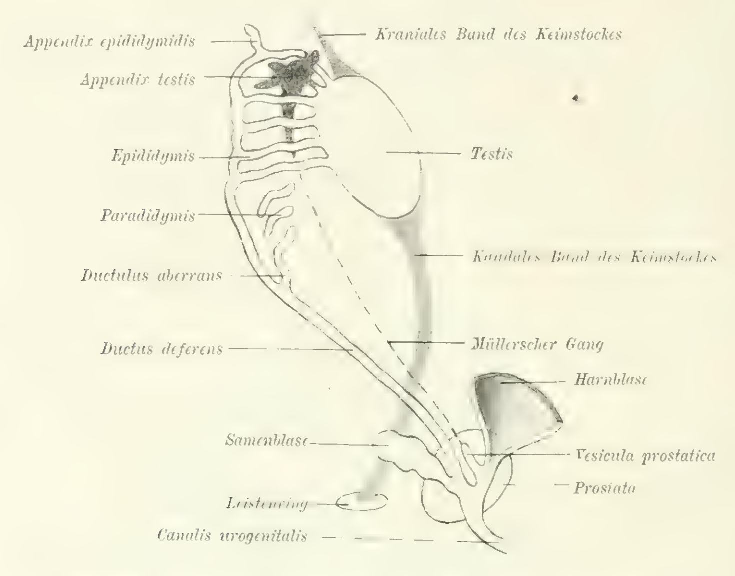


Fig. 322. Schema zur Entwicklung des männlichen Geschlechtstypus.

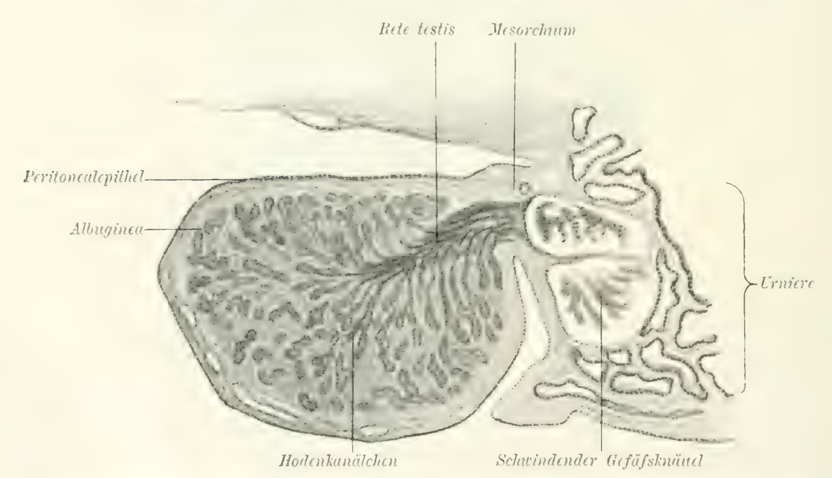


Fig. 323. Querschnitt durch den linken Hoden eines Schweineembryos von 6,2 cm Länge. Vergr. ca. 70:1.

zum Nebenhoden, der primäre Harnleiter wird zum Samenleiter (Fig. 322).

Mit den Keimsträngen gelangen auch die Urgeschlechtszellen in die gewundenen Hodenkanälchen. Diese sind zunächst solide Epithelstränge, in welchen die Geschlechtszellen nur schwer oder gar nicht

mehr zu unterscheiden sind. Sie erhalten bald eine von der Bindesubstanz des Hodens gelieferte Propria mit flachen Sternzellen. Ebenso liefert das Hodenbindegewebe die schon erwähnte Albuginea, das Mediastinum testis und die Septula. Erst nach der Geburt erhalten die Hodenkanälchen durch Auseinanderweichen ihrer Epithelien eine axiale Lichtung. Die Urgeschlechtszellen liefern durch Teilung die Spermatogonien.

Diese unterscheiden sich von dem Epithel der Hodenkanälchen zuerst nur durch ihre rundliche Form, ihr helleres Plasma und die bedeutendere Größe ihres Zelleibes und Kernes. Sie vermehren sich wie das Epithel langsam bis zur Pubertät, überwiegen aber schließlich an Zahl über die Epithelien und komprimieren diese zu den Fußzellen. Die weiteren Schicksale der Spermatogonien sind schon auf S. 13 u. ff. erörtert worden.

Die Tubuli recti sind mit niedrigem einschichtigem Epithel ausgekleidet.

Die Kanälchen des Rete testis verbinden sich mit Sprossen der Bowmanschen Kapseln, die ihnen aus der Urniere als Sexualstränge entgegenwachsen. Die Glomeruli gehen dabei vielfach zugrunde (Schwein, Fig. 323), und die Urniere liefert so mit dem primären Harnleiter und dem Rete testis die ausführenden Wege des Hodens.

Das Bindegewebe des Hodens besteht anfänglich aus verästelten Zellen, dann aus Spindelzellen, neben welchen schließlich auch die Bindegewebsfibrillen auftreten. Die in dem Bindegewebe des Hodens auffallenden großen polygonalen interstitiellen Hodenzellen mit ihren blasigen Kernen finden sich bei allen darauf untersuchten Säugetieren und beim Menschen, fehlen aber im Mediastinum testis. Sie finden sich schon im embryonalen Hoden. Ihre Masse schwankt in den verschiedenen Entwicklungsperioden, steigt aber bei Eintritt der Pubertät. Es sollen durch Größenzunahme, Pigment- und Fettaufnahme vergrößerte Bindegewebszellen sein, deren Funktion man nicht kennt.

Der Hoden kennzeichnet sich im Embryo sehr bald durch seine kugelige Form und seine rötliche Farbe.

Das ganze schließlich von Bindegewebe umscheidete und vom Peritoneum überzogene Organ ist durch eine Bauchfellfalte, das Mesorchium, an dem Rande der Urniere befestigt.

Mitunter kommen auch überzählige Hoden bei Menschen und Säugetieren vor.

Ableitende Wege des Hodens.

In dem Sexualteil der Urniere atrophieren die Glomeruli. Die Urnierenkanälchen erhalten gleiche Weite und eine dicke Muskelwand. Ihr zylindrisches Epithel trägt später Flimmerhaare. Im vierten bis

fünften Embryonalmonat fangen die Urnierenkanälchen des Sexualteiles beim Menschen an sich zu schlängeln und bilden nun den Nebenhoden oder die Epididymis.

Der primäre Harnleiter wird zum Samenleiter oder Ductus epididymidis und Ductus deferens.

Bei der Ausbildung des Nebenhodens und des Ductus deferens bleiben aber Rudimente des Sexual- und Harnteiles der Urniere bestehen.

Aus dem Nierenteil der Urniere erhalten sich blinde Kanälchenreste ohne Verbindung mit Hoden und Ductus deferens als Paradidymis oder solche, die zwar noch mit dem Ductus deferens, aber nicht mit dem Hoden zusammenhängen, die Ductuli aberrantes (Fig. 322). Die Samenleiter münden als Ductus ejaculatorii getrennt lateral vom Ende der Müllerschen Gänge in den Sinus urogenitalis.

Die Samenblasen entstehen als Ausstülpungen der Ductus deferentes über den Ductus ejaculatorii.

Der Müllersche Gang schwindet beim männlichen Geschlechte bis auf kleine Reste seines kranialen und wechselnd große Überbleibsel seines kaudalen Endes. Das kraniale der abdominalen Eileitermündung entsprechende Ende sitzt meist dem Hoden als ungestielte Appendix testis auf (Fig. 322). Seltener findet man es zwischen Hoden und Nebenhoden. Bei manchen Tieren, z. B. beim Hengstfohlen, zeigt diese Appendix noch deutlich den Bau der Eileiterampulle. Die kaudalen Teile der Müllerschen Gänge erhalten sich nach ihrer Verschmelzung als Vesicula prostatica oder Vagina masculina, d. h. als ein im Genitalstrang gelegenes kleines, der weiblichen Vagina gleichwertiges Hohlgebilde zwischen der Mündung der Ductus ejaculatorii, dem sich weitere Reste der Müllerschen Gänge als Uterus masculinus anschließen können.

Ist dieser vorhanden, so wiederholt er bei den Säugetieren (z. B. beim Elch, Wisent, Biber, Fischotter) im kleinen die Form des weiblichen Uterus.

c) Weibliches Geschlecht.

Entwicklung des Eierstocks.

Die Anlage des Eierstocks besteht wie die des Hodens aus dem Keimepithel, das sich in Form der Keimstränge mit den Ureiern in die bindegewebige Grundlage der Keimfalte einsenkt, in welche auch das Reteblastem einwächst. Beide bilden Netze und verbinden sich zwar wie im Hoden miteinander, bleiben aber beim

weiblichen Geschlecht rudimentär. Ebenso tritt die Sprossenbildung der Bowmanschen Kapselwände im Bereich des Sexualteiles der Urniere zur Verbindung der Retesprossen mit den Urnierenkanälchen durch die Sexualstränge im Vergleich zur Hodenanlage zurück.

Oberflächlich liegt bei menschlichen Embryonen von vier Monaten zunächst eine als Rindenschicht bezeichnete Lage. Sie besteht aus mehrschichtigem, zahlreiche Geschlechtszellen enthaltenden Epithel, das mit dem Oberflächenepithel eine einheitliche Lage bildet. Mit dieser Rindenschicht hängt die aus in die Tiefe gewucherten Keim-

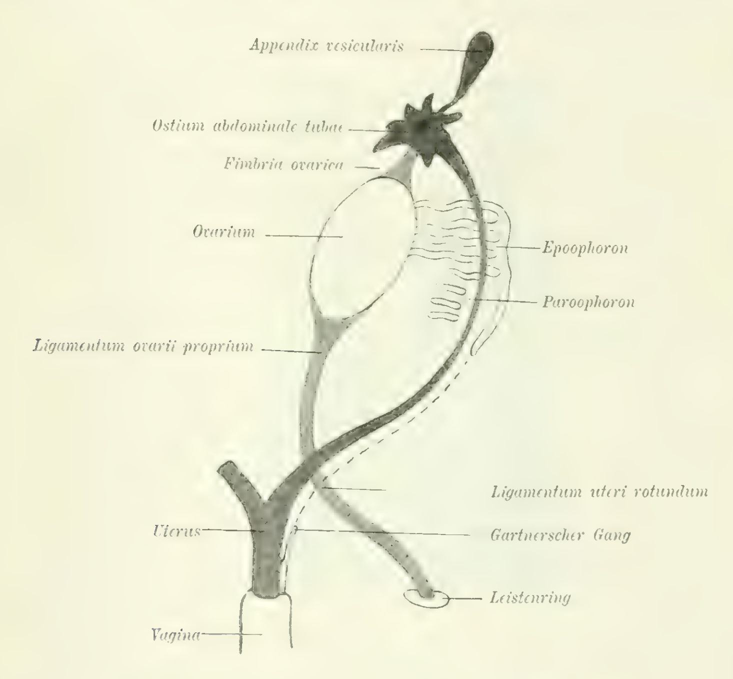


Fig. 324. Schema zur Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates.

strängen bestehende Markschicht noch einige Zeit zusammen. Später werden beide durch die primäre Albuginea geschieden. Die Keimstränge sind viel weniger zahlreich und deutlich als im Hoden und werden als Markstränge bezeichnet.

In der Folge grenzt sich (beim Menschen im siebenten Monat) das Oberflächenepithel durch eine Basalhaut und bindegewebige Membran schärfer von der Rinde ab. Der Unterschied von Rinde und Mark wird aber allmählich vollkommen verwischt.

Die Retesprossen verbinden sich mit den Marksträngen, aber auch am kranialen Ovarialende mit den Urnierenkanälchen wie im Hoden.

Den Tubuli recti des Hodens entsprechende Bildungen gibt es im Ovarium nicht.

Die Zellen des Rete ovarii sind kleiner und dunkler als die der Markstränge.

Erst zur Zeit der Geburt bilden sich in den Strängen Lichtungen aus, und es entsteht ein Kanalnetz, das aber später wieder der Rückbildung verfällt. Das früher irrtümlich von der Urniere abgeleitete Rete ovarii findet sich in auffallender Ausbildung bei Embryonen von Huftieren und Fleischfressern. Gut entwickelt ist es auch beim neunmonatlichen menschlichen Embryo und kann bis über die Pubertät

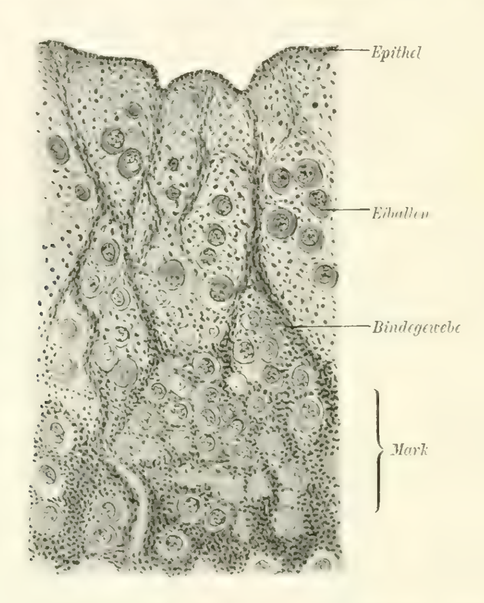


Fig. 325. Schnitt durch die Peripherie des Ovariums eines menschlichen Embryos aus dem 6. Monate. Vergr. ca. 70 : 1.

hinaus bestehen bleiben und später zu krankhaften Cystenbildungen Veranlassung geben.

Die Markstränge enthalten im Gegensatze zum Rete Genitalzellen und schwinden nach der Geburt. Sie besitzen im Gegensatze zu den Retesträngen helles Epithel. Die Markstränge werden durch Bindegewebe in Epithelklumpen mit zentralen Geschlechtszellen, die Primärfollikel, zerlegt. Zum Teil schwinden sie durch Degeneration.

Auch die Eierstocksrinde wird bald nach ihrem Auftreten infolge der Durchwachsung von Bindegewebe in Gruppen von Epithelzellen mit Genitalzellen, in die Eistränge oder Eiballen, zerlegt. Die Vermehrung der Epithelien und Geschlechtszellen einerseits und der Bindegewebszellen anderseits führt zur Bildung immer neuer Eiballen von

der Peripherie her und zu deren Zerlegung durch Bindegewebe in Primärfollikel in der Tiefe. Schließlich werden alle Eistränge in Primärfollikel zerlegt.

Jeder Primärfollikel enthält eine oder mehrere Eizellen umschlossen von einem Mantel von Keimepithel in einer bindegewebigen Hülle.

Die Eizellen sind meist von kugeliger Gestalt und bedeutenderer Größe als die Keimepithelien. Ihr Leib besteht aus hellem Plasma mit zentralem bläschenförmigen Kern mit Kernkörperchen.

Das Oberflächenepithel trägt noch eine Zeitlang durch seine Zellvermehrung zur Rindenbildung bei. Nach Ausbildung einer starken bindegewebigen sekundären Albuginea erlischt aber diese Tätigkeit. Nur mitunter (z. B. bei der Hündin und bei dem Menschen) findet man auch später noch da und dort die Bildung kleiner Epithelschläuche. Die Eibildung hört kurze Zeit nach der Geburt auf, und die weitere Entwicklung des Ovars besteht dann nur im Wachstum des schon Angelegten.

Das einschichtige Epithel der Primärfollikel schichtet sich bei den Säugetieren in der Folge mehrfach. Bei den Nonmammalia bleibt es dagegen einfach. Vor der Zerschnürung der Eistränge in die Primärfollikel vermehren sich die Eizellen noch durch Teilung.

Nach vollendeter Teilung heißen die in den Primärfollikeln gelegenen Eizellen Oocyten und nehmen nun bei gleichzeitiger Größenzunahme der Follikel ebenfalls an Größe zu.

Diese Wachstumsperiode beginnt bei den Säugetieren und bei dem Menschen schon im Embryonalleben und dauert bis zum Eintritt der Geschlechtsreife. Die Oocyte begrenzt sich zunächst durch eine zarte homogene Exoplasmaschicht. Inzwischen ist der Primärfollikel ebenfalls herangewachsen. Seine äußere Bindegewebshülle hat sich zur Theca folliculi verdickt. Zwischen ihr und dem Follikelepithel tritt eine bei Säugetieren sehr deutliche Basalhaut, ein Produkt der Follikelepithelien, auf. Die Theca sondert sich dann in eine innere zellenreichere und äußere mehrfaserige Lage und wird gleichzeitig von einem zierlichen Gefäßnetze durchsetzt. Während dies alles geschieht, beginnt auch die Bildung des Oolemmas. Das Bindegewebe umhüllt und trägt alle epithelialen Bestandteile des Eierstocks sowie dessen Blutgefäße und ist namentlich reichlich an der Eierstockspforte, wo es dem Mediastinum testis entspricht.

Die ursprünglich soliden Follikel werden bei den Säugetieren und bei dem Menschen durch Auftreten des Liquor folliculi zu den mit Flüssigkeit gefüllten Blasenfollikeln (Folliculus vesiculosus oder Graafii) (siehe Fig. 13).

Es treten nämlich an verschiedenen Stellen zwischen den Follikelepithelien mit Liquor folliculi erfüllte Lücken auf, zwischen denen nur säulenartig ausgespannte Epithelbrücken, die Retinacula,

zwischen dem die Oocyte umkapselnden Eiepithel und dem Follikelepithel ausgespart bleiben (z. B. Kaninchen, Igel). Oder es schwinden auch die Retinacula unter Auflösung ihrer Zellen, und so entsteht eine immer größer werdende Spalte, in welcher an einer Stelle das mit dem Follikelepithel zusammenhängende Eiepithel hügelartig vorspringt und als Cumulus ovigerus oder Eihügel die Oocyte enthält (siehe Fig. 13).

Der Liquor folliculi entsteht durch Sekretion und teilweise Auflösung des Follikelepithels.

Die bei gewissen Tieren zu Haselnuß- bis Welschnußgröße heranwachsenden Blasenfollikel (Stute, Mensch) rücken immer mehr und mehr gegen das Keimepithel vor und schimmern durch die Ovarialoberfläche oder buchten sie mehr oder minder vor. Ist das Bindegewebe des Ovars spärlich, dann erhält der Eierstock durch die heranwachsenden Follikel Traubenform (z. B. beim Schwein).

Mehreiige Follikel findet man mitunter bei dem Menschen und den Säugetieren (namentlich bei Hund und Katze). Es handelt sich dann, da die Oocyten ein wohlentwickeltes Oolemma besitzen, um mehreiige Eiballen, die nicht in der gewöhnlichen Weise in Primärfollikel mit je einer Eizelle zerlegt wurden, oder aber die in ihnen gelegene Eizelle hat sich, ehe sie vom Oolemma umkapselt wurde, noch einmal geteilt. Auch nachträgliche Verschmelzung dicht beieinanderliegender ursprünglich getrennter Follikel unter Schwund ihrer Wand habe ich bei der Hündin beobachtet.

Mehrkernige Oocyten kennt man beim Menschen und den Säugetieren. Sie sind entweder als Produkte einer abortiven Kernteilung ohne Teilung des Ooplasmas oder als Verschmelzungsformen von noch nackten Oogonien zu deuten, die nachträglich von einem Oolemma umschlossen wurden.

Durch die Bildung der Follikel ist im Eierstock eine deutliche Follikelzone von der blutreichen und kompakten Gefäßzone unterscheidbar geworden. Letztere besteht aus Bindegewebe, glatten Muskelfaserzügen, die bis in die Follikelzone hineinreichen können, reichlichen stark korkzieherartig gewundenen Blutgefäßen, mitunter auch aus den Resten der in pathologischer Hinsicht nicht unwichtigen aber funktionslosen Sexualstränge.

Nach Verbrauch der Follikel findet keine Ovulation mehr statt. Auch das Oberflächenepithel schwindet an alten Ovarien. Schlauchförmige Einsenkungen an geschlechtsreifen Ovarien haben vielleicht pathologische Bedeutung.

Auch im Ovarium kennt man interstitielle Zellen gewöhnlich in der inneren Schicht der Theca folliculi. Sie sind sehr zahlreich bei Pferd, Hund und Katze. Beim Menschen sollen sie erst nach Schwangerschaft auftreten und sich in senilen Ovarien zu gewöhnlichen Spindelzellen umwandeln. Ihre Bedeutung ist unbekannt.

Das embryonale Ovarium nimmt sehr bald im Gegensatze zum

kugeligen Hoden Bandform und im vierten Fetalmonat die Gestalt eines dreiseitigen Prismas mit vertiefter Basis und mit spitzen Enden an. Erst zur Pubertätszeit verdickt es sich beim Menschen allmählich zu einem flachgedrückten eiförmigen Körper.

Man kennt auch überzählige Ovarien beim menschlichen Weibe, die bis zu einem halben Zentimeter heranwachsen können und entweder im Mesovarium dicht neben dem Ovar oder auf dem Ligamentum ovarii nahe dem Ostium abdominale des Eileiters gelegen sind. Sie enthalten kleine Follikel und entarten gerne cystisch.

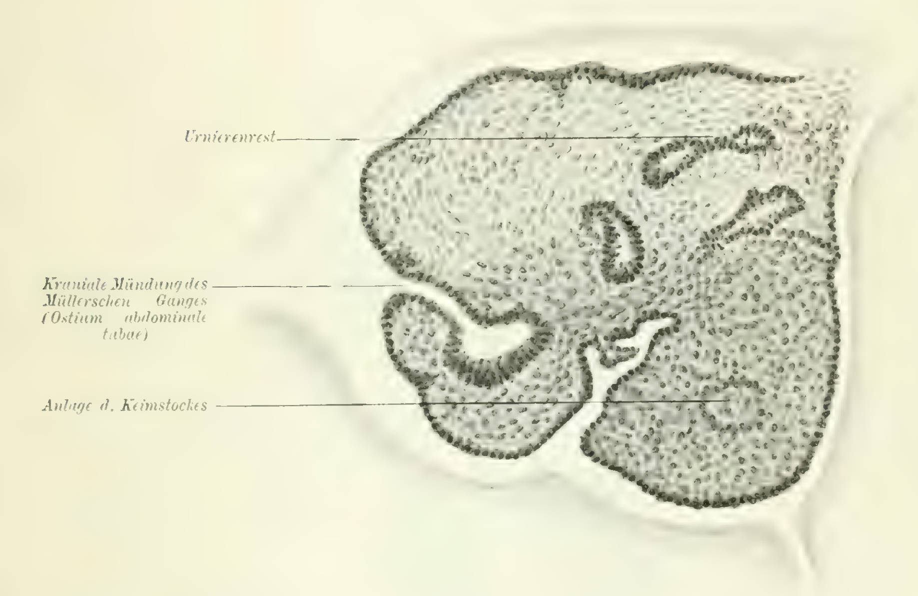


Fig. 326. Bildung des Ostium abdominale des Eileiters bei dem menschlichen Embryo von 1,9 cm. Vergr. ca. 100 : 1.

Die Entwicklung des Eileiters, des Uterus und der Scheide ist geknüpft an die Ausbildung des Müllerschen Ganges, der auf der Höhe der Urnierenentwicklung lateral von dem primären Harnleiter aus dem Cölomepithel entsteht. Am Kopfende der Urniere nahe hinter deren Zwerchfellband sinkt nämlich das zylindrische und geschichtete Cölomepithel rinnenförmig ein, und die Spitze dieser Einsenkung schnürt sich kaudalwärts vertiefend von ihrem Mutterboden ab und wächst nun selbständig an dem primären Harnleiter entlang, bis sie den Sinus urogenitalis erreicht (menschliche Embryonen von 8—20 mm Länge).

Die obere Öffnung der trichterförmig erweiterten Rinne wird zum Ostium abdominale tubae (Fig. 324).

Vollzieht sich der Verschluß der Epithelrinne zum Trichter diskontinuierlich, so entstehen mehrfache Abdominalostien. Ebenso können mehrfache Abdominaltrichter und „Nebentuben" durch Bestehenbleiben weiterer Trichterbildungen und ihrer Gänge entstehen.

Innerhalb des Beckens verschmelzen die beiden den primären Harnleiter und den Müllerschen Gang jederseits enthaltenden Urogenitalfalten in der Höhe der Harnblasenanlage zu einem frontal gestellten Septum, das kaudalwärts auf dem Beckenboden ruht, kranial aber mit offenem Winkel endet. Die zu einem Strange vereinigten beiden primären Harnleiter und Müllerschen Gänge bezeichnet man als Genitalstrang (Fig. 319).

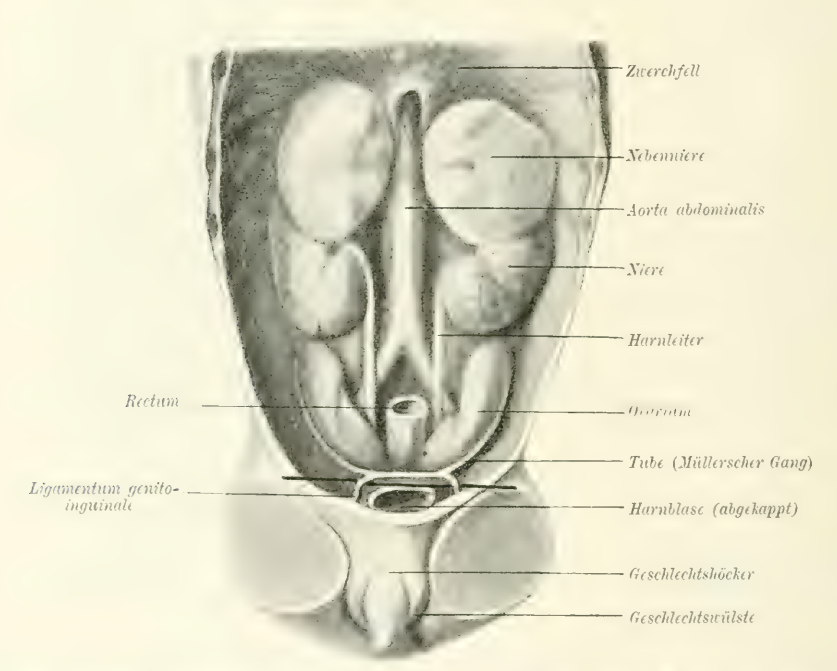


Fig. 327. Weibliche Geschlechtsteile eines menschlichen Embryo aus dem 4. Monat. Vergr. ca. $1^{1}/_{2}$: 1. Hinter den Lig. genitoinguinalia ist eine Sonde durchgesteckt.

Vor dem Durchbruch in den Sinus urogenitalis buchten die Müllerschen Gänge dessen dorsale Wand zu einer Papille ein, welche später ihre gemeinsame Mündung trägt und Müllerscher Hügel heißt (Embryonen von 26—28 mm).

Der kraniale Abschnitt des Müllerschen Ganges liegt lateral, sein Kaudalende medial vom primären Harnleiter, den er in der Höhe des kaudalen Urnierenpoles kreuzt.

Vor dem Durchbruch in den Sinus urogenitalis verschmelzen die Müllerschen Gänge in ihrem kaudalen Gebiete (Fig. 319) bis dicht an die Sinuswand zum Uterovaginalkanal.

Aus diesem Abschnitt entwickeln sich der Uterus und die Vagina. Der Durchbruch in den Sinus urogenitalis erfolgt entweder, noch während die untersten Teile des Uterovaginalkanals getrennt sind, mit doppelter Öffnung (Mensch, Schaf, Rind) oder seltener erst nach vollkommener Vereinigung der Gänge mit einfacher Öffnung.

Die weitere Entwicklung der Müllerschen Gänge zum weiblichen Geschlechtstraktus ist am besten bekannt vom Menschen.

Nach ihrer Verschmelzung und Öffnung in den Sinus urogenitalis bestehen beide Gänge aus einer Epitheltapete, einer bindegewebigen Hülle und einem Peritonealüberzug.

Die querovale Lichtung ist noch vielfach von Epithelbrücken durchsetzt. Ebenso besteht vom vierten Monat bis über die Mitte der

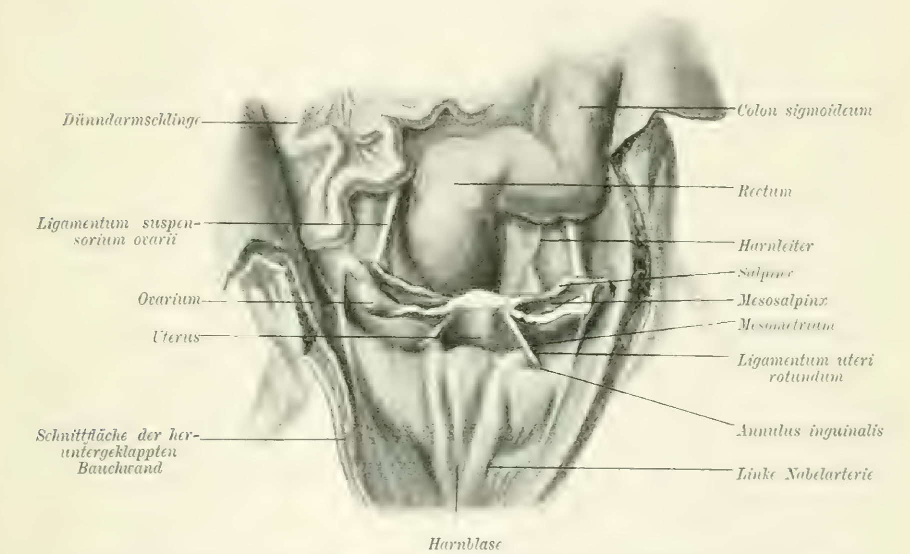


Fig. 328. Weiblicher Geschlechtsapparat eines menschlichen Embryos aus dem 7. Monat. Natürliche Größe.

Fetalzeit hinaus dicht über dem Müllerschen Hügel ein mit dem Epithel des Sinus urogenitalis zusammenhängender Epithelpfropf.

Schon bei Embryonen von 24 mm markiert sich die Grenze zwischen Uterus und Tube äußerlich durch die Anheftungsstelle der späteren Ligamenta uteri rotunda (Fig. 328). In der zwölften Embryonalwoche erhält der Uterus durch vollkommene Verschmelzung beider Gänge seine einfache Form. Nur die Mitte des Fundus uteri zeigt noch bis zur Geburt eine mediane Einkerbung. Ein lippenartiger Wulst umfaßt als Anlage des Hymen eine zuerst rundliche, dann langgeschlitzte Spalte, in welcher Vaginalepithel und Epithel des Sinus urogenitalis aneinanderstoßen (Fig. 337). Sie führt aus dem Vestibulum in die Vagina.

Der ganze Geschlechtsstrang zeigt, abgesehen von der Knickung an der Stelle, wo die Müllerschen Gänge und die primären Harnleiter rechtswinklig abgebogen dem Sinus urogenitalis zustreben, eine ventralwärts gerichtete Konkavität.

Von der Mitte des vierten Monats ab überflügelt das Wachstum des Scheidenabschnitts das des Uterus. Bei Embryonen von 20—22 cm erhält die Scheide durch Zerfall ihrer zentralen Epithelien eine rasch an Umfang zunehmende Lichtung. Durch Einwachsen von Epithelleisten in die Bindegewebshülle entstehen die *Rugae vaginales*.

Zwischen dem 5.—6. Monat trennt sich der Uterus von der Vagina durch die Anlage des *Scheidengewölbes* und der *Portio vaginalis uteri* in Form von bogenförmig einspringenden Epithelleisten, die später zu Spalten werden. Das *Orificium externum uteri* bleibt noch einige Zeit durch einen Epithelpfropf verschlossen. Der anfänglich mit dem Plattenepithel der Scheide ausgekleidete Abschnitt des *Cervicalkanals* behält diesen Belag auch im erwachsenen Uterus einige Millimeter über den äußeren Muttermund hinaus bei.

Die *Plicae palmatae* entstehen als leistenförmige Verdickungen des Epithels der Cervix.

Die Cervix wächst beträchtlicher in die Länge und Dicke als das Corpus uteri, welches infolgedessen zunächst nur wie ein Anhang der Cervix erscheint.

Im Cavum uteri besteht eine dorsale und eine ventrale Epithelleiste als Vereinigungsnaht der beiden früher getrennten Uterushälften. Sie verlängert sich in der Cervix zur Längsleiste der Plica palmata. Die *Schleimdrüsen des Cervixalkanals* legen sich in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft als Epithelzapfen an. Die *Uterusdrüsen* entstehen erst nach der Geburt und erlangen ihre volle Entwicklung erst nach der Geburt zur Zeit der Pubertät.

Das Tubenepithel besitzt schon vor der Geburt Cilien.

Die *Muskelwand* des weiblichen Genitaltraktus wird von der Mesoblastwand des Müllerschen Ganges geliefert. Sie tritt erst im vierten Embryonalmonat, also sehr spät, nachdem längst Blasen- und Darmmuskulatur gebildet sind, auf und ist im fünften Monat bei Embryonen von 12—14 cm Länge als deutliche Ringmuskellage vorhanden.

Bei Embryonen von 31 cm ist dann auch die Scheidenmuskulatur gebildet.

Die *Serosa* bildet den Überzug der Plica urogenitalis und der Tube sowie des Mesometrium und die tiefe Excavatio recto-uterina und seichte Excavatio vesico-uterina.

Bleiben beim Menschen die Müllerschen Gänge getrennt und entwickeln sich symmetrisch, so entsteht ein Uterus duplex mit Vagina duplex. Treten Hemmungen in der Verschmelzungsperiode der Müllerschen Gänge ein, so entsteht ein

Uterus septus und eine Vagina septa, wenn die Verschmelzung bei innerer Trennung nur eine äußerliche ist. Je nachdem die Verschmelzung der Müllerschen Gänge wechselnd weit kranial fortschreitet, entstehen dann weiter Uterus bipartitus, bicornis oder der durch tief gekerbten Fundus ausgezeichnete Uterus arcuatus. Alle diese beim Menschen als Hemmungsbildungen auftretenden Uterusformen sind für bestimmte Tiere typisch. Stehenbleiben der Epithelverklebungen führt zur Atresie der Scheide oder des äußeren Muttermundes. Mangelhafte Entwicklung veranlaßt infantile Uterusformen, ungleiche Entwicklung der paarigen Anlagen veranlaßt die asymmetrische Bildung eines Uterus unicornis usw.

Der mit dem Ovarium anfangs in Verbindung stehende Sexualteil der Urniere verkümmert beim weiblichen Geschlecht ohne weitere Funktionen zu übernehmen. Es bildet ein beim neugeborenen Menschen, Hunde oder Wiederkäuer mit bloßem Auge sichtbares, zwischen den Platten des Mesovariums gelegenes, aus Epithelschläuchen oder -strängen bestehendes Gebilde, das mit dem primären Harnleiterrest zusammenhängt. Es ist das der Nebeneierstock oder das Epoophoron. Es entspricht dem Nebenhoden (Fig. 324). In der Eierstockspforte steht das Epoophoron mit dem Rest der Mark- oder Sexualstränge und dem Rete ovarii in Verbindung.

Im Falle der späteren Auflösung der Sexualstränge in einzelne Zellklumpen nennt man die aus diesen hervorgegangenen Zellen Hiluszellen, weil sie sich vorwiegend am Hilus des Eierstocks finden.

Beim Pferdeembryo bilden die Sexualstränge vorübergehend weitaus den größten Teil des Ovariums, schwinden aber später fast gänzlich. Bei den Raubtieren sind sie gut entwickelt und reichen bei der Katze bis an die Follikelzone. Beim erwachsenen Menschen und Schweine fehlen sie meist gänzlich.

Als Rest des kaudalen Urnierenteils erhält sich das im Ligamentum latum nahe der Abgangsstelle des Mesovariums gelegene Paroophoron, welches, in der ersten Hälfte der Fetalzeit beim Menschen stets vorhanden, lange vor Eintritt der Pubertät zugrunde geht (Fig. 324). Auch dem Ductus aberrantes des Nebenhodens gleichwertige Gebilde kommen vor.

Während der Ausbildung der Müllerschen Gänge bleiben die primären Harnleiter beträchtlich in der Entwicklung zurück, und ihr Mittelstück schwindet meist vollkommen. Nur ihr proximales und kaudales Ende erhält sich. Das proximale Ende bildet einen Teil des Epoophoron mit oder ohne die Appendix vesicularis. Mehr oder minder umfangreichen Resten des kaudalen Teiles des primären Harnleiters begegnet man im Ligamentum latum neben der Tube, in den Seitenteilen des Uterus und in der Vaginalwand bis herab neben der Scheidenmündung. Man bezeichnet sie als Gartnersche Gänge (Fig. 324).

All diese Reste können durch die Tendenz zu Wucherungen pathologische Bedeutung erhalten.

d) Der Bandapparat der Keimstöcke und ihrer Ableitungswege.

Die Entwicklung der Gekröse und Bänder der Keimstöcke und ihrer Ableitungswege wird wesentlich beeinflußt durch die Rückbildung der Urniere und durch den Descensus der Keimstöcke.

Die retroperitoneale Anlage des Harngeschlechtsapparates und seiner Ausführungswege veranlaßt die mehr oder weniger faltige Vorwölbung des parietalen Bauchfellblattes der dorsalen Bauchwand. In der Figur 321 erkennt man deutlich die durch die Entwicklung der Urnieren bedingte Urnierenfalte. Sie deckt die Vorderfläche der Urniere und läuft kranial als das Zwerchfellband der Urniere in den Peritonealüberzug des Zwerchfells, kaudal in die Urogenitalfalte aus, welche die Geschlechtsgänge einschließt und mit der Urogenitalfalte der anderen Seite zum Genitalstrange verwächst. Ein weiterer Teil der Urnierenfalte umhüllt die sich entwickelnden Keimstöcke als Keimfalte und lateral als Tuben- oder Eileiterfalte den Teil des Müllerschen Ganges, aus welchem der Eileiter hervorgeht.

Mit der weiteren Ausbildung der Keimstöcke und dem gleichzeitigen Schwunde der Urniere werden diese Falten zu Gekrösen umgebildet. Gleichzeitig wird die Befestigung der Keimstöcke und ihrer Ausführungsgänge eine beweglichere.

Eine weitere Veränderung in diesen Faltensystemen veranlaßt der Descensus der Keimstöcke bei beiden Geschlechtern.

Beim weiblichen Geschlechte bleiben die Eierstöcke und ihre Ausleitungswege nur bei gewissen Säugetieren (z. B. Fleischfressern) an dem Orte ihrer Entstehung. Auch die Eileiter und der geteilte Uterus behalten ihre ursprüngliche primitive Lage bei. Damit bleibt auch das ursprüngliche Verhalten ihrer Befestigungsmittel im großen und ganzen bestehen.

Bei anderen Säugetieren werden die Eierstöcke mit den Tuben unter gleichzeitiger Verwachsung der Uterushälften mehr oder weniger weit, am weitesten beim Menschen in das Becken hinein verlagert.

In seltenen Fällen können die Ovarien des Menschen den Leistenkanal passieren und in die großen Schamlippen verlagert werden.

Der Descensus beginnt beim Menschen im dritten Fetalmonat und ist bei der Geburt nahezu beendet. Diese Verlagerung bedingt auch mehr oder minder weitgehende Veränderungen in den Gekrösen und Bändern. Durch Entwicklung subseröser glatter Muskulatur werden diese verstärkt.

Die den Eierstock jederseits an die Urniere befestigende Bauchfellfalte umschließt als Mesovarium die zum Eierstock verlaufenden Gefäße und Nerven.

Nach Rückbildung der Urniere wird deren gekrösartig verlängerter Bauchfellüberzug zum breiten Mutterbande oder Mesometrium. Die Eileiterfalte wird zur Mesosalpinx und enthält zwischen ihren Blättern auch noch das Epoophoron und Paroophoron, sowie das Ligamentum ovarii und Ligamentum rotundum uteri. Jenes geht aus dem kaudalen Teil der Keimfalte, dieses aus der Leistenfalte hervor. Beide setzen sich am Müllerschen Gange an der Grenze zwischen Tuben- und Uterusanlage fest und verbinden sich durch glatte Muskelfasern miteinander. Das Ligamentum uteri rotundum erhält außerdem am Leistenring vom Musculus transversus abdominis rote

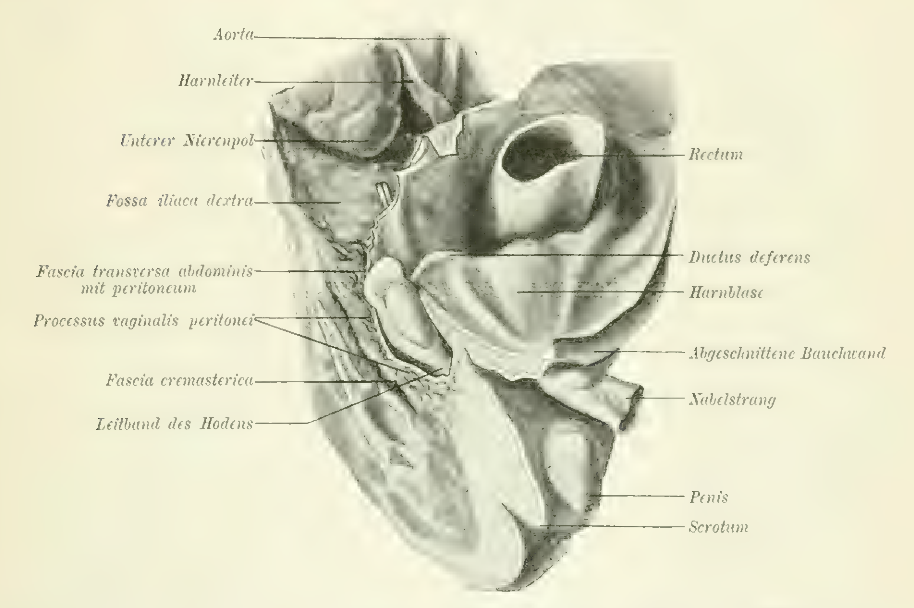


Fig. 329. Lateralschnitt durch die Leistengegend eines menschlichen Embryos von 7 Monaten. Der rechte Hode ist im Descensus und Eintritt in den Hodensack begriffen. Vergr. ca. 2 : 1.

Muskelfasern, endet aber rein bindegewebig im Gewebe der großen Schamlippen.

Das Zwerchfellurnierenband verstreicht. Der kaudale Teil des Urnierenbandes enthält die Arteria spermatica und wird nach Schwund der Urniere in das zum Ovarium ziehende Ligamentum suspensorium ovarii umgewandelt, das sich dann wieder in das Ligamentum ovaricopelvicum und das zur Tube verlaufende Ligamenmtu infundibulopelvicum scheidet.

Beim Menschen umfaßt das Abdominalende des Eileiters das Ovar und vertieft so eine durch Tube, Mesosalpinx und Mesovar gebildete Eierstockstasche oder Bursa ovarii, die bei manchen Säuge-

tieren (Schwein, Pferd, Fleischfresser) sogar bis auf eine kleine Öffnung geschlossen werden kann.

Der Descensus der Hoden geht bei den meisten Säugetieren und bei dem Menschen viel weiter als der Descensus ovariorum bei den Weibchen der gleichen Art. Er führt zu der schwer verständlichen Verlagerung des für die Fortpflanzung wichtigsten Organes aus dem geschützten Orte seiner Anlage rechts und links von der Lendenwirbelsäule in der Bauchhöhle in ein Hautdivertikel, den Hodensack, in welchem es einer Menge von äußeren Verletzungen zugänglich wird.

Der Descensus des Hodens beginnt im zweiten Fetalmonate. Im dritten Fetalmonate liegen die Hoden im großen Becken. Im sechsten bis zehnten Monate passieren die Hoden den Leistenkanal und liegen in der Regel noch vor der Geburt meist im Hodensack (Fig. 330).

Bei dem Descensus nehmen die Hoden ihre Arteriae spermaticae internae aus der Aorta abdominalis und Arteria renalis mit und wandeln damit deren ursprünglich quere in eine longitudinale Verlaufsrichtung um. Dasselbe gilt für die in die Vena cava inferior und Vena renalis sinistra mündenden Venae spermaticae internae.

Der wachsende Hoden nähert sich bei gleichzeitigem Schwund der Urniere immer mehr dem Ductus deferens, mit welchem er durch den Nebenhoden zusammenhängt.

Die Keimfalte wird dabei zum Hodengekröse oder Mesorchium, die Urnierenfalte zum Nebenhodengekröse oder zur Mesepididymis. Der laterale den Ductus deferens einschließende Teil der Urnierenfalte wird zum Mesodeferens oder Gekröse des Samenleiters.

Das Mesorchium verbindet den Hoden mit dem Nebenhoden und zwischen beiden entsteht dann die der Bursa ovarica des Weibes entsprechende Bursa testis oder der Sinus epididymidis.

Bei vollkommener Verwachsung des Hodens mit dem Nebenhoden verstreicht natürlich auch die Bursa testis.

Zwischen den Blättern der Leistenfalte entsteht das dem Ligamentum ovarii und Ligamentum uteri rotundum entsprechende Leitband des Hodens oder das Gubernaculum testis. Es verbindet den Schweif des Nebenhodens mit der Bauchwand in der Gegend des späteren Leistenrings. Seine der Bauchhöhle zugewendete Seite ist natürlich vom Bauchfell bedeckt. Das Leitband selbst oder die Chorda gubernaculi besteht aus faserigem Bindegewebe und glatten Muskelfasern. Sein Kaudalende geht in der Nähe der Bauchwand in den aus eingestülpten Teilen dieser Wand bestehenden Conus inguinalis über.

Dieser besteht aus einer der Fascia transversa abdominis entstammenden Bindegewebsschicht, längs verlaufenden Muskelfasern vom Musculus transversus abdominis und zirkulär verlaufenden von dem

M. obliquus abdominis. Bei Tieren mit periodischem Austritt des Hodens aus der Bauchhöhle während der Brunst (z. B. beim Kaninchen) ist der Conus inguinalis besonders gut entwickelt, und seine kräftige Muskulatur leitet den Hoden während der Brunst in den Hodensack.

Keine der vielen vom Altertum bis in die Neuzeit versuchten Er-

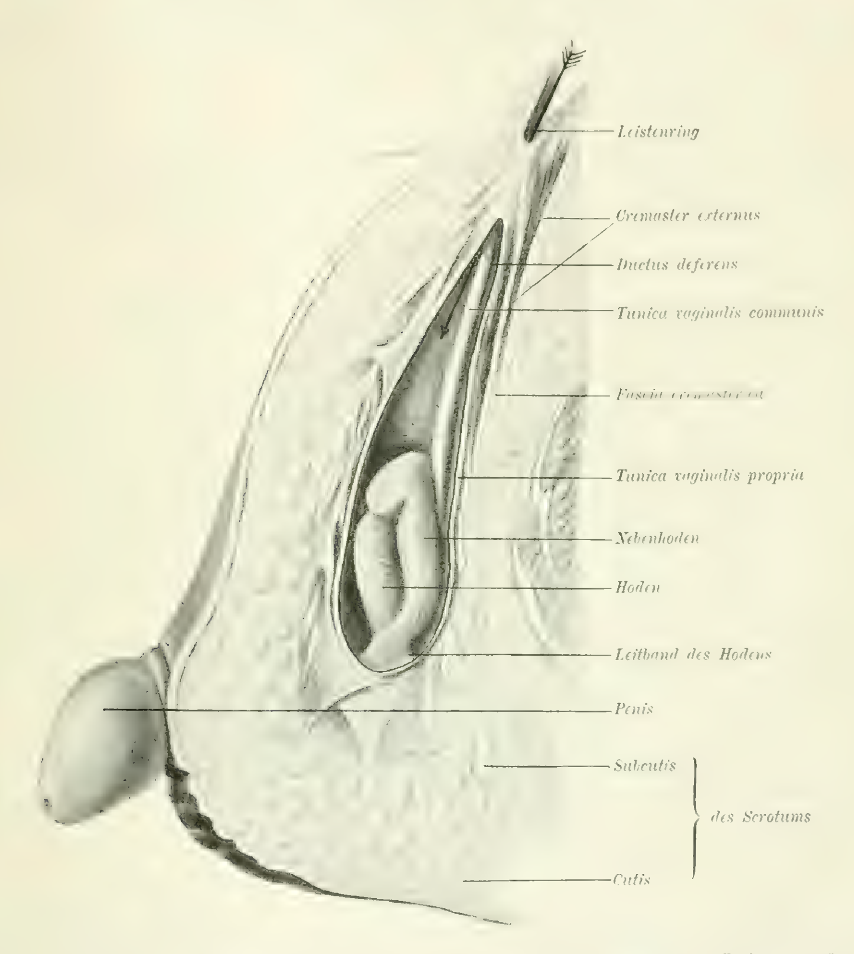


Fig. 330. Der linke im Hodensack gelegene Hode des in Fig. 329 abgebildeten Embryos. Vergr. ca. 3 : 1. Der Pfeil kennzeichnet den Eingang aus der Bauchhöhle in den Processus vaginalis peritonei.

klärungen für den Descensus des Hodens in den Hodensack kann zur Zeit als befriedigend betrachtet werden.

Man darf annehmen, daß die dauernde Verlagerung des Hodens stammesgeschichtlich von Tieren mit periodischem Descensus erworben und von solchen ableitbar ist. Doch darf man sich nicht vorstellen, daß der Hoden allein durch den Zug des sich verkürzenden Leitbandes in

den Hodensack gelangt. Da das Leitband langsamer wächst als die Lendengegend, so wird der an ihm verankerte Hoden schweifwärts verrückt und schließlich, wenn auch die anderen Teile der Bauchwand wachsen, in die Leistengegend verlagert werden müssen. Daneben sind aber sicher noch andere nur wenig oder gar nicht bekannte Verhältnisse maßgebend. Auch wird das ganze Problem dadurch noch verwickelter, daß sich beim Menschen der Hodensack schon im Beginne des dritten Fetalmonats anlegt, also lange ehe der Hoden in die Leistenregion gelangt (Heterochronie).

Es bildet nämlich das Bauchfell das als Processus vaginalis peritonei bekannte Divertikel, das sich auch beim Weibe als gewöhnlich bedeutungsloses Rudiment findet. Dieser Processus vaginalis verlängert sich beim Manne zu einem Beutel, der durch den Leistenring mit der Bauchhöhle kommuniziert.

Sein ähnlich einem Flaschenhalse verengter, die Bauchwand durchsetzender Teil ist der Leistenkanal oder Canalis inguinalis. Sein blindsackförmig erweitertes Ende liegt im Hodensack und wird von sämtlichen gleichfalls ausgestülpten Schichten der Bauchwand (Haut, Subcutis, Fascia superficialis, breite Bauchmuskeln, Fascia transversa) bedeckt. Hinter der dorsalen Wand des Processes vaginalis zieht das Gubernaculum bis in den Hodensack und hängt mit der ebenfalls ausgestülpten Fascia transversa zusammen.

Der Hoden senkt sich nun aus der Urnierengegend retroperitoneal bis ins Becken und gelangt in die Nähe des Leistenringes. Er geht aber nicht durch die Lichtung des Leistenkanals, sondern interstitiell zwischen dem Processus vaginalis und der Fascia transversa in den Hodensack.

Nachdem der Hode im Bauchfell angekommen, schwindet das Gubernaculum, und es schließt sich der Leistenring durch Verwachsung seiner einander zugekehrten Bauchfellflächen zur Fovea inguinalis lateralis.

Diese Verwachsung schreitet nach unten fort und bildet so einen fadenartigen, oft mit kleinen Cysten durchsetzten Strang, das Ligamentum vaginale. Die nicht verwachsene, aber jetzt nach oben abgeschlossene Höhle, in welcher der Hoden liegt, ist das Cavum serosum processus vaginalis.

Ausnahmsweise bleibt auch beim Erwachsenen der Processus vaginalis offen und bildet bei laxem Bindegewebe ein begünstigendes Moment für den Austritt von Darmschlingen aus der Bauchhöhle in den Processus vaginalis, eine besondere Art von Leistenbruch.

Die Schilderung dieser Vorgänge macht uns auch die Hüllen des Hodens verständlich. Sie entsprechen den einzelnen Schichten der Bauchwand.

Die Hoden liegen nun jederseits in einer Ausbuchtung der Bauchhöhle, die in Gestalt des Processus vaginalis mit Bauchfell ausgekleidet ist. Der extraperitoneal entstandene und dadurch an der Außenfläche dieses Divertikels in den Hodensack verlagerte Hoden muß den ihn überkleidenden und mit seiner Albuginea verwachsenen Teil des Bauch-

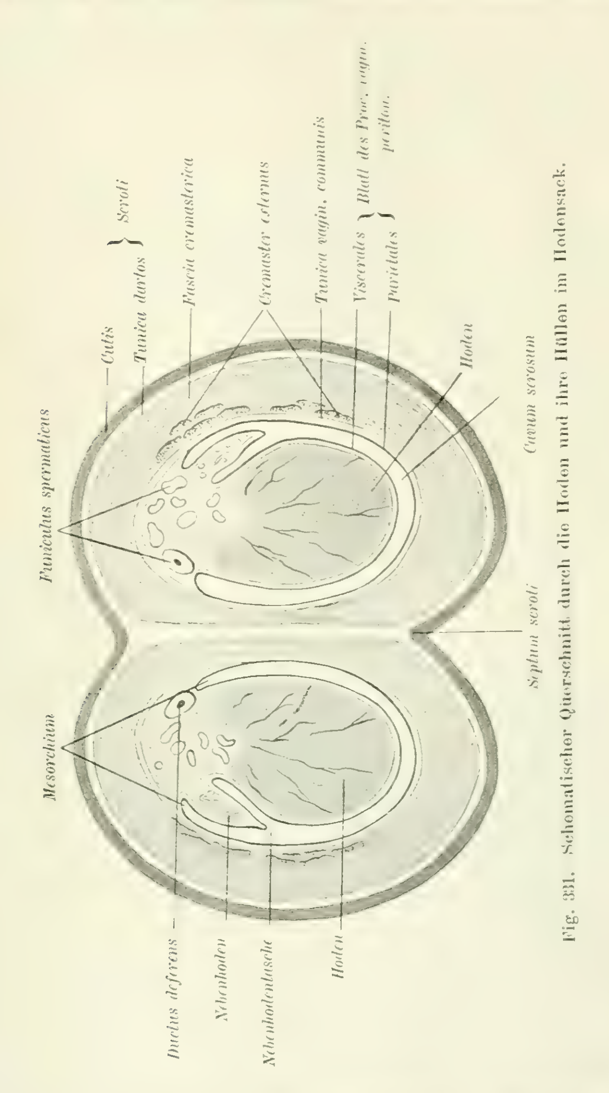


Fig. 331. Schematischer Querschnitt durch die Hoden und ihre Hüllen im Hodensack.

fells in das Cavum serosum testis vorwölben. Dadurch kann man an diesem ein parietales und viscerales Bauchfellblatt unterscheiden. Beide gehen durch eine Art kurzes Gekröse, das Mesorchium, ineinander über (Fig. 331), zwischen dessen Blättern alles, was zum Hoden geht (Art. spermatica interna, Nervi spermatici interni) und vom Hoden

kommt (Ductus deferens, Plexus pampiniformis, Lymphgefäße), gelegen ist. Da die tiefe Schicht des Bauchfells glatte Muskelfasern enthalten kann, darf auch hier das Vorkommen von glatten Muskelbündeln in Gestalt des inneren Hebemuskels des Hodens, des Cremaster internus, nicht befremden. Die gesamte aus parietalem und visceralem Blatt bestehende Bauchfellhülle ist die eigene Scheidenhaut des Hodens oder die Tunica vaginalis propria im Gegensatze zu der nach außen von dem parietalen Blatte des Processus vaginalis gelegenen Fascia transversa, der gemeinschaftlichen Scheidenhaut des Hodens oder der Tunica vaginalis communis. Die roten hauptsächlich dem inneren schiefen Bauchmuskel entstammenden Muskelbündel auf deren Außenfläche bilden den äußeren Hebemuskel des Hodens, den Cremaster externus. Ihn umhüllt wieder die ausgestülpte Fascia superficialis abdominis als Fascia cremasterica.

Cutis und Subcutis bilden den Hodensack, das Scrotum und die zweifächerige Tunica dartos.

e) Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane und des Afters.

Als Grundlage für die Schilderung der Entwicklung der äußeren Geschlechts- oder Begattungsorgane und des Afters benutzen wir ein Entwicklungsstadium, in welchem noch die Kloake und eine sie nach außen abschließende aus Enteroderm und Epidermisblatt bestehende Kloakenhaut besteht (Fig. 315).

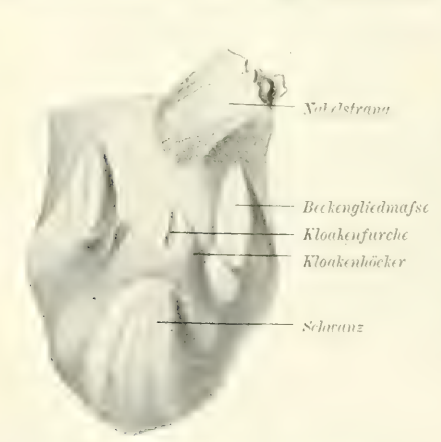


Fig. 332. Hinteres Leibesende eines menschlichen Embryos von 17 mm Länge nach J. Kollmann.

Eine durch Schwund der Kloakenhaut gebildete Kloakenöffnung würde als Pforte für die Abgabe von Harn, Kot und Geschlechtsprodukten wie bei den Amphibien, Sauropsiden und Kloakentieren (dem Schnabeltier und Ameisenigel) dienen. Bei den übrigen Säugetieren und bei dem Menschen scheidet sich aber die Kloakenöffnung, von seltenen Hemmungsbildungen abgesehen, in eine Pars analis recti für den späteren After und in den Sinus urogenitalis oder die Geschlechtsöffnung, welche auch zur Entleerung des Harnes dient (Fig. 335).

Schon während sich im Innern des Embryos die Kloake entwickelt, verdickt sich das Mesenchym in der Gegend zwischen Leibesnabel,

Extremitätenstummeln und Schwanzwurzel zum Kloakenhöcker. Auf ihm bemerkt man die von den Kloakenlippen begrenzte mediane Kloakenfurche, deren Boden die Kloakenhaut bildet (Fig. 332).

Die Bildung des Afters.

Die Begrenzung des kranialen Furchenendes erhebt sich bei menschlichen Embryonen von 1,3 cm Länge als kegelförmiger Geschlechtshöcker.

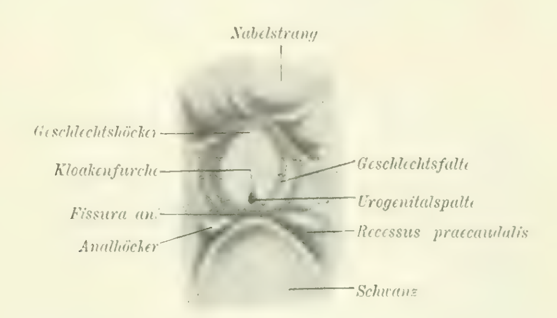


Fig. 333. Anlage der äußeren Geschlechtsorgane und des Afters eines menschlichen Embryos von 1,9 cm. Nach Otis. Vergr. 10 : 1.

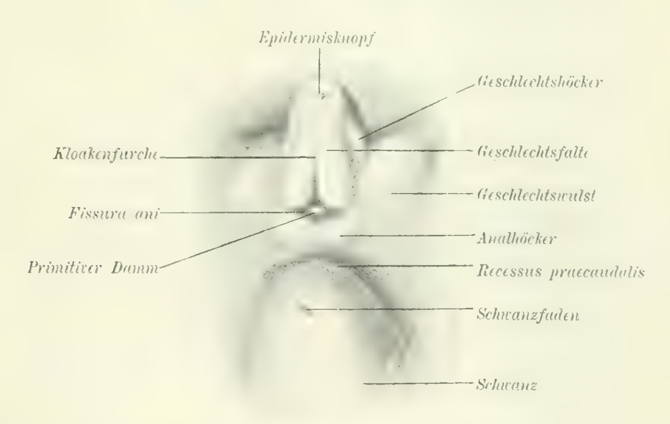


Fig. 334. Anlage der äußeren Geschlechtsorgane und des Afters des Embryos von 1,9 cm in Fig. 119 *B*. Vergr. ca. 10 : 1.

Auch das hintere Ende der Kloakenfurche flankiert eine paarige Mesenchym- und Epithelverdickung, der Analhöcker.

Er ist selbst wieder durch eine quergestellte Furche, den Recessus praecaudalis von der Schwanzwurzel abgesetzt. Bei Embryonen von 1,9 cm bemerkt man weiter eine quere Einfaltung des Epidermisblattes zwischen Anal- und Geschlechtshöcker, die Fissura ani transversa, in welche sich die Kloakenfurche gleichsam nach hinten gabelt (Fig. 334).

Auf einem Medianschnitt durch dieses Stadium (Fig. 335) erkennt man, daß sich die Kloakenhaut ebenfalls in eine Urogenital- und Analportion gesondert hat. Jene reicht als eine senkrechte Epidermisleiste, als Urogenitalplatte bis zum Scheitel des Geschlechtshöckers, diese deckt als Rectalplatte die Mündung des Rectums.

Die Urorectalfalten beider Seiten (siehe Fig. 317) haben sich nun bei der Aufteilung der Kloake miteinander vereinigt und trennen nicht nur innerlich als frontale Scheidewand den Urogenitaltractus und das Rectum, sondern werden auch in der Tiefe der Fissura ani als primitiver Damm (Fig. 334) sichtbar. Als solcher sondern sie auch die Kloaken-

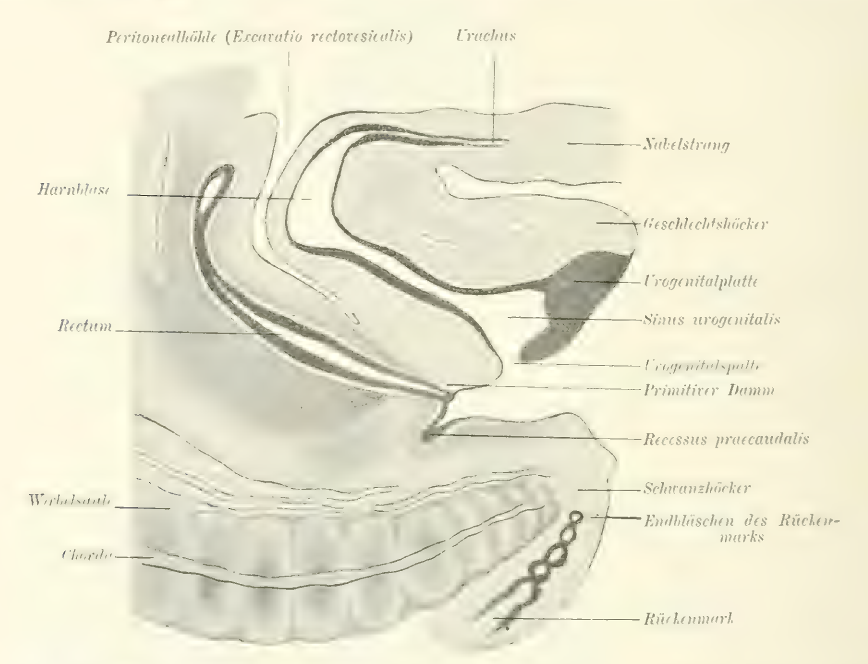


Fig. 335. Medianschnitt durch das hintere Leibesende eines Embryos mit eröffneter Kloake, dessen äußere Geschlechtsteile in Fig. 333 abgebildet sind. Vergr. ca. 32 : 1.

haut in die Urogenital- und Rectalplatte (Fig. 335). Mit der Eröffnung der letzteren mündet das Rectum durch den After selbständig nach außen.

Inzwischen hat der Analhöcker die trichterförmig gewordene Fissura ani zuerst mondsichel- (Fig. 338), dann ringförmig umfaßt (Fig. 336). Während sich der primitive Damm weiter ausbildet und die Urogenitalspalte und das Rectum immer vollkommener trennt, wandelt sich die anfänglich transversale Afterspalte in eine mediane Längsspalte um, die noch kurze Zeit mit der Perinealfurche zusammenhängt, aber durch den ringförmigen Analhöcker von ihr getrennt wird. Gleichzeitig verwachsen die beiden Ränder des primitiven Dammes in der zehnten

Woche zur **Raphe perinei** oder zur **Dammnaht**. Damit ist der bleibende oder sekundäre Damm gebildet (Fig. 336).

In dem Mesenchym des bei menschlichen Embryonen über 8 cm wieder schwindenden Analhöckers entsteht unabhängig von Myotomen der **Sphincter ani externus** und der **Levator ani**.

Das wallartig auf dem mesenchymatösen Analhöcker verdickte Epidermisblatt wuchert nach Bildung der Afteröffnung noch ein Stück weit in das Mastdarmende hinein, verdrängt dessen Enteroderm und bildet so die Epidermisauskleidung des **Endstückes** des Mastdarmes.

Der Recessus präcaudalis schwindet beim Menschen spurlos, erhält sich aber bei manchen Tieren, so z. B. beim Dachs, als das zwischen After und Schweifwurzel gelegene „Fettloch". Die **Analdrüsen** entstehen nach Art der Knäueldrüsen.

Parallel der Afterbildung geht die Entwicklung der **Begattungsorgane** aus indifferenter Anlage. Dabei wird jedoch im Gegensatze zu der Entwicklung der inneren Geschlechtsorgane **die ganze Anlage entweder in männlichen oder weiblichen Typus übergeführt**. Beherrscht wird diese Sonderung durch die Keimstöcke. Die ausgebildeten weiblichen äußeren Geschlechtsteile stehen den embryonalen Verhältnissen näher als die männlichen, welche einen bedeutenderen Grad von Umbildungen erkennen lassen.

Der beiden Geschlechtern in gleicher Weise zukommende **Geschlechtshöcker** verlängert sich. An seiner Unterfläche liegt die **Geschlechtsfurche**.

Die Seitenränder der Geschlechtsfurche verdicken sich zu den **Geschlechtsfalten**. An der Spitze des Geschlechtshöckers findet man um diese Zeit ein Epidermisknöpfchen (Fig. 334), das sich später zu einem Epidermishörnchen verlängern kann. Es schwindet später durch Zerfall; seine Bedeutung ist unbekannt. Lateral von den Seitenflächen des Geschlechtshöckers entstehen zwei längliche Wülste, die **Geschlechtswülste** (Fig. 334 u. 338). Die Spitze des Geschlechtshöckers rundet sich zur **Eichel** oder **Glans** ab.

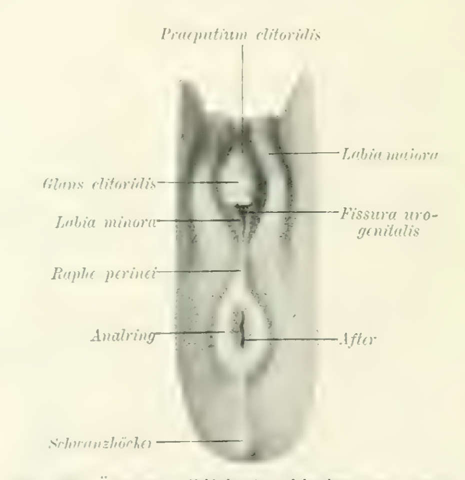


Fig. 336. Äußere weibliche Geschlechtsorgane von einem menschlichen Embryo von 6,5 cm Länge. Vergr. ca. 3 : 1.

Alle diese Bildungen bestehen aus verdicktem Mesenchym und sind vom Epidermisblatt überzogen.

Beim weiblichen Geschlechte erhält sich der Sinus urogenitalis nach Durchbruch der Urogenitalplatte zeitlebens als Scheidenvorhof oder Vestibulum vaginae. Die Genitalwülste werden zu den großen, die Geschlechtsfalten zu den kleinen Schamlippen.

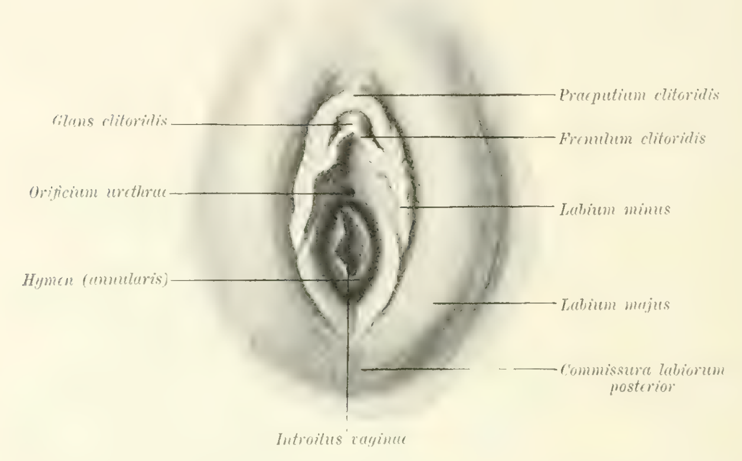


Fig. 337. Äußere weibliche Geschlechtsorgane von einem 7monatlichen menschlichen Embryo. Vergr. ca. 3 : 1.

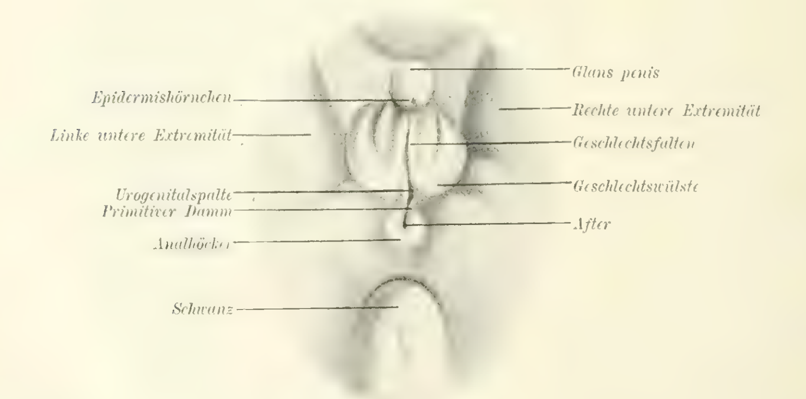


Fig. 338. Äußere männliche Geschlechtsorgane von einem menschlichen Embryo von 31 mm. Vergr. ca. 9 : 1. Nach Otis.

Diese vereinigen sich durch eine hintere, nicht immer durch eine vordere Commissur und begrenzen die Schamspalte. Der Geschlechtshöcker wird zum Kitzler oder zur Klitoris, die in gewissen Entwicklungsstadien von beträchtlicher Länge und hakenartig

gebogen (Fig. 336) die großen Schamlippen überragt und erst später im Wachstum zurückbleibend zwischen den großen Schamlippen in der Schamspalte geborgen wird.

Die Geschlechtsfalten umfassen den Kitzler nach oben als Praeputium clitoridis und bilden dessen Frenulum und die kleinen Schamlippen. Unter dem Kitzler liegt die Mündung der Harnröhre.

Bei Entwicklung zum männlichen Geschlechte wächst der Geschlechtshöcker zum Penis aus.

Die Geschlechtsfalten biegen in die Geschlechtswülste um und markieren dadurch schon früh den männlichen Typus (Fig. 338).

Die Geschlechtsfalten schließen sich im dritten Fetalmonat zum Canalis urogenitalis in der Richtung gegen die Glans penis zu.

Auch die beiden Geschlechtswülste nähern sich während der Verlängerung des Geschlechtshöckers bis zur Berührung und verschmelzen in kaudaler Richtung miteinander zum Hodensack. Am spätesten schließt sich die Urogenitalfurche im Gebiete des aus paarigen medianen Falten hervorgehenden Frenulum präputii (Fig. 339).

Der den Penis umhüllende Hautüberzug überwächst die Glans penis und hüllt sie als Vorhaut ein.

Eine ringförmige Epidermisleiste senkt sich dann zwischen Vorhaut und Eichel in die Tiefe und trennt beide durch Spaltbildung meist erst nach der Geburt.

Eine am Präputialrande beginnende Raphe praeputii, die sich als Raphe scroti über den Hodensack verlaufend in die Raphe perinei fortsetzt, markiert das Gebiet, in welchem die Fissura urogenitalis durch Verwachsung paariger Hälften geschlossen wurde. Der so entstandene von der Einmündung des Sinus prostaticus und den Ausspritzungskanälen bis zur Eichelspitze verlaufende Canalis urogenitalis ist vorübergehend durch Epithel verstopft.

Das Stützgewebe des Penis verdichtet sich um die Urethralrinne zu einem fibrösen Strang, der durch reichliche Gefäßentwicklung zum Corpus cavernosum urethrae des Mannes und zum Bulbus vestibuli bei dem Weibe wird.

Paarige ebensolche dorsale Stränge inserieren sich am Os ischii und werden zu den Corpora cavernosa penis beziehungsweise clitoridis. Zwischen den Schwellkörpern des Penis erhält sich ein fibröses Septum, welches z. B. bei Fleischfressern und Nagetieren durch teilweise Verknöcherung zu einem Ruthenknochen umgebildet wird.

Der Schwellkörper der Eichel legt sich selbständig an, verwächst aber später mit dem Corpus cavernosum urethrae.

Die akzessorischen Geschlechtsdrüsen müssen in solche des enterodermalen Sinus urogenitalis, in die Prostata und Urethraldrüsen, und in die Drüsen des Epidermisblattes, die Talgdrüsen der Labia minora, und in die Präputialdrüsen, unterschieden werden. Die Ableitung der Bulbourethral- und Vestibulardrüsen ist noch unklar.

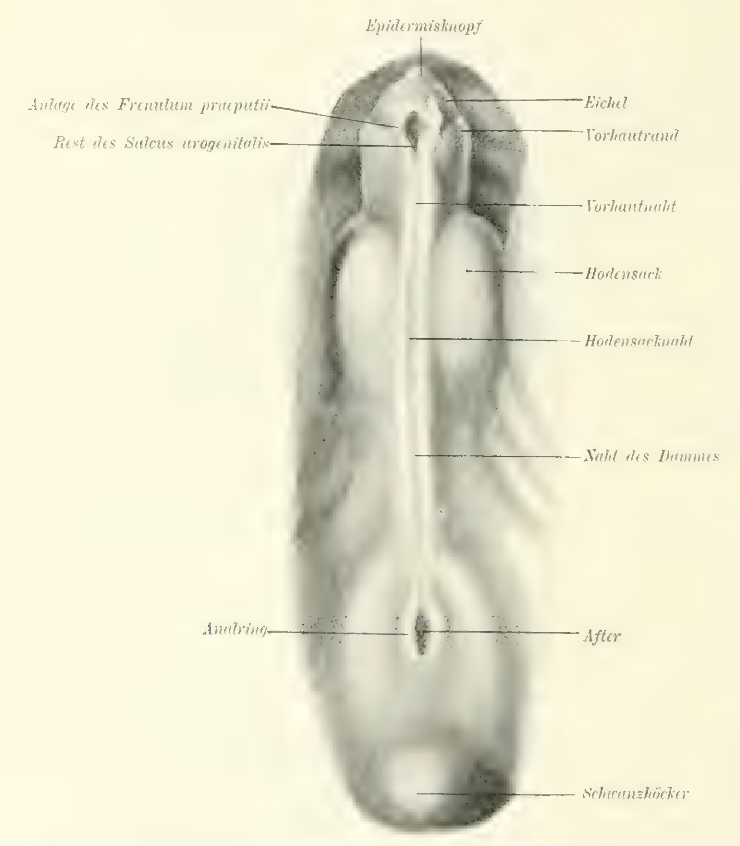


Fig. 339. Äußere männliche Geschlechtsteile eines menschlichen Embryos von 5,3 cm aus dem 4. Monat. Vergr. ca. 12 : 1.

Die Prostata entsteht beim männlichen menschlichen Embryo im dritten Monat vom Epithel des Sinus urogenitalis aus. Beim Weibe ist diese Anlage nur eine rudimentäre. Die Drüsenknospen erhalten bei beiden Geschlechtern ihre Lichtung erst nach der Geburt.

Die vestibularen Drüsen des Weibes entstehen als Epitheleinsenkungen des Sinus urogenitalis, ebenso die Glandulae bulbourethrales des Mannes.

Tabelle zur Übersicht über die homologen Teile des Harngeschlechtsapparates bei beiden Geschlechtern und über deren Herkunft aus der indifferenten Anlage des Harngeschlechtssystems.

	Indifferente Anlage	Weibliches Geschlecht	Männliches Geschlecht
1.	Keimepithel	Eizellen und Follikelepithel	Samenampullen und Samenkanälchen
2.	Urniere: a) Sexualteil b) eigentlicher Urnierenteil	 a) Nebeneierstock m. Marksträngen des Eierstocks b) Paroophoron	 a) Nebenhoden, Hodennetz, gerade Hodenkanälchen b) Paradidymis
3.	Urnierengang	Gartnersche Gänge	Samenleiter und Samenbläschen
4.	Niere und Ureter	Niere und Ureter	Niere und Ureter
5.	Müllerscher Gang	Eileiter m. Fransentrichter Gebärmutter und Scheide	Hydatide des Nebenhodens Männlicher Uterus, Sinus prostaticus
6.	Leistenband der Urniere	Rundes Mutterband und Eierstocksband	Leitband des Hodens oder Gubernaculum
7.	Bauchfellüberzug der Urniere	Mesovarium und Mesometrium	Mesorchium und Nebenhodenband
8.	Sinus urogenitalis	Scheidenvorhof	Harnröhre (Pars prostatica u. membranacea)
9.	Geschlechtshöcker	Kitzler	Männliches Glied
10.	Geschlechtsfalten	Bulbi vestibuli	Schwellkörper d. Harnröhe
11.	Geschlechtswulst	Hodensack	Große Schamlippen

Die komplizierte Entwicklungsgeschichte des Afters und des Geschlechtsapparates macht es begreiflich, daß vielfach Störungen in der normalen Entwicklung eintreten und dann zu sehr verschiedengradigen Hemmungsbildungen führen können. Öffnet sich die ursprünglich bis zur Nabelanlage reichende Kloakenhaut vorzeitig, so kann sie zu einer Bauch- oder Blasenspalte mit Kloakenbildung und zu vollständigem Getrenntbleiben des Geschlechtshöckers, zur Penisschisis, oder in geringeren Graden zu wechselnden Formen einer oberen Klitoris- oder Penisspalte oder Epispadie führen.

Im Gegensatz hierzu führt eine mangelhafte Verwachsung der Ränder der Uretralrinne an dem bereits entwickelten Penis zu den verschiedenen Graden der Hypospadie oder unteren Penisspalte bei meist klein bleibendem Penis.

Durch Kleinbleiben des Sinus urogenitalis mit abnormer Größenentwicklung des Kitzlers kann scheinbar männlicher Typus vorgetäuscht werden, eine Ähnlichkeit, die durch ein regelwidriges Herabsteigen der Eierstöcke in die Schamlippen, welches an einen gespaltenen Hodensack erinnert, noch gesteigert wird.

Anderseits können sich die äußeren männlichen Generationsorgane durch Bestehenbleiben des Sinus urogenitalis, also mangelhafte Verwachsung der Geschlechtswülste bei erhaltener Geschlechtsfurche, und Kleinbleiben des männlichen Gliedes, dem weiblichen Typus nähern. Diese Ähnlichkeit wird dann noch durch das auch an und für sich bei normaler Entwicklung der äußeren Geschlechtsteile vorkommende

Zurückbleiben eines oder beider Hoden in der Bauchhöhle noch gesteigert. Man spricht dann von unterer Penisspalte oder Hypospadie und ein- oder doppelseitigem Cryptorchismus. Gesellen sich zu diesen Mißbildungen noch exzessive Entwicklung von sonst der Rückbildung verfallenden Organen, also der Urnierengänge und des Sexualteils der Urniere beim weiblichen, der Müllerschen Gänge beim männlichen Tiere, so werden dadurch scheinbare Zwitterbildungen entstehen können, welche noch auffallender werden, wenn das betreffende, seinen Keimstöcken nach männliche Tier (z. B. ein Schaf- oder Ziegenbock) Milch gibt.

Maßgebend für das Geschlecht in solchen zweifelhaften Fällen bleibt immer die Beschaffenheit der Keimstöcke.

Zur echten Zwitterbildung gehört immer das Vorhandensein von mindestens zwei, nach verschiedenem Geschlechtscharakter entwickelten Keimstöcken, also das zweifellose Vorkommen von Hoden neben Eierstöcken und umgekehrt. Aber auch die wenigen hierher gehörenden Fälle — die Mehrzahl ist ungenügend untersucht — können höchstens in morphologischer, nicht aber in physiologischer Hinsicht als Zwitter betrachtet werden. In keinem einzigen Falle ist nämlich bis jetzt ein funktionierender Eierstock gleichzeitig mit einem funktionierenden Hoden einwandslos gefunden worden; stets ist vielmehr die eine Keimdrüse, auch wenn sie so weit entwickelt ist, daß ihr Wert mit Sicherheit bestimmt werden kann, rudimentär und funktionslos.

Bleibt die von Mesenchym durchwachsene Kloakenhaut bestehen, so kommt es zur Atresia ani oder zur Atresie des Sinus urogenitalis. Bleibt bei durchgebrochener Analplatte die Sonderung in After und Fissura urogenitalis aus, so besteht eine dauernde Kloakenöffnung, während bei ausbleibender Scheidung des Rectums von dem Sinus urogenitalis ebenfalls eine Kloake als Hemmungsbildung bestehen bleibt.

V. Die Entwicklung der Nebenniere.

Nach Anlage des Sympathicus entwickeln sich neben den sympathischen Ganglienzellen auch noch weitere Zellen, die man wegen ihrer Gelbfärbung in Chromsalzlösungen als chromaffine oder chromophile Zellen bezeichnet. Sie können als chromaffine Einlagerungen einzeln oder in Gruppen in sympathischen Ganglien oder Nervensträngen verbleiben oder zu Zellballen oder Zellsträngen verbunden kleinere oder größere nerven- und gefäßreiche chromaffine Körper bilden, die entweder dem Sympathicus angefügt bleiben oder isloiert an den großen Gefäßen gefunden werden.

Aus solchen chromaffinen Zellen bestehen die „Suprarenalkörper" der Haie, die „Zellennester" der Amphibien, Gruppen von „braunen Zellen" der Reptilien, die chromaffinen Körper oder Paraganglien der Vögel und Säuger mit Einschluß der Carotiden- und Steißdrüse (?) und endlich die Marksubstanz der Nebenniere.

Die physiologische Bedeutung des chromaffinen Gewebes besteht in der Produktion eines Stoffes, den man, da sein Vorhandensein zuerst in der Nebenniere festgestellt wurde, Adrenalin genannt hat. Er gelangt in den Blutkreislauf und erhält den Gefäßtonus auf normaler Höhe.

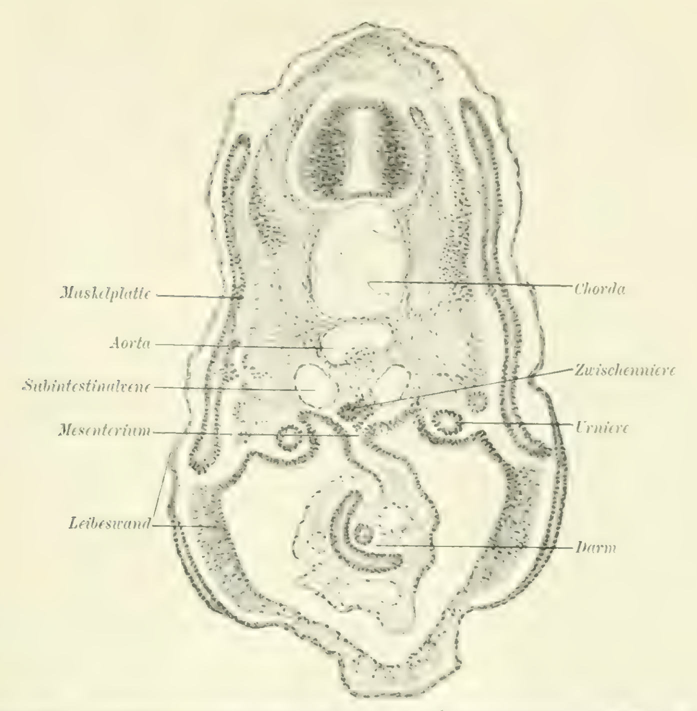


Fig. 340. Querschnitt durch einen Selachier-Embryo von 12 mm. Vergr. ca. 70 : 1.

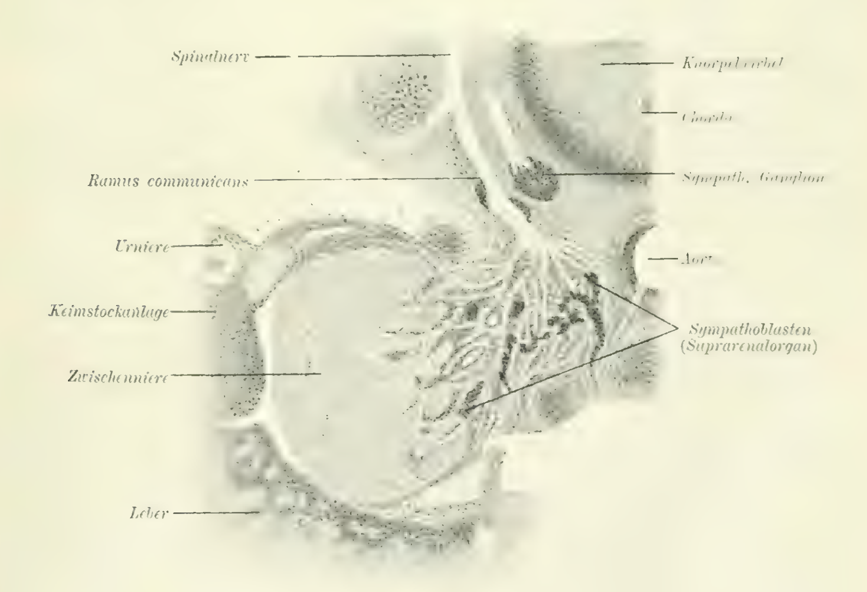


Fig. 341. Querschnitt durch die Nebenniere des menschlichen Embryos in Fig. 119 *B*. Vergr. ca. 70 : 1.

Die Rinden- und Marksubstanz der Nebennieren hat man neuestens als Interrenal- und Suprarenalorgan unterschieden. Bei niederen Wirbeltieren entstehen nämlich zu beiden Seiten des Mesenteriums von der Vorniere bis zur Kloake aus dem Cölomepithel kleine metamere Wucherungen, die Zwischennierenknospen. Ebensolche findet man auch bei Säugetier- und Menschenembryonen (von etwa 6 mm Länge) in der Lendenregion. Sie lösen sich bald vom Cölomepithel ab und bilden sich zum Teil zurück. Zum anderen Teile aber vereinigen sie sich zu einem beiderseits am medialen Rande des oberen Urnierendrittels gelegenen Organ, dem Interrenalorgan.

Die Suprarenalorgane entstehen dagegen aus der Sympathicusanlage, aus Zellen, die man als Sympathoblasten und Phäochromoblasten unterscheidet. Jene werden zu sympathischen Nerven-, diese zu chromaffinen oder phäochromen Zellen. Bei den höheren Wirbeltieren löst sich (siehe Fig. 341) die Mehrzahl dieser Zellen von den sympathischen Ganglien ab und verbindet sich mit den Interrenalorganen zur Bildung der Nebennieren (menschliche Embryonen von 17—19 mm Länge).

Die Suprarenalorgane werden dann von dem Interrenalgewebe umkapselt. Damit ist dann die bleibende charakteristische Verteilung von Rinde und Mark gegeben. Die Rindenzellen enthalten fettähnliche Körnchen (Lipoidkörnchen). Schon bei menschlichen Embryonen aus dem zweiten Monat sondert sich die Rinde in die Zona reticularis, fascicularis und glomerulosa. Die Nebenniere übertrifft dann eine Zeitlang (menschliche Embryonen von acht Wochen) die Niere bedeutend an Größe (Fig. 327) und ist noch beim Neugeborenen relativ größer als beim Erwachsenen.

Kleine, von der Nebennierenrinde abgespaltene Teile können in der Nähe der inneren Geschlechtsorgane liegen bleiben und deren Verlagerungen mitmachen. Sie sind als „akzessorische Nebennieren“ im Mesometrium, Mesorchium usw. gefunden worden.

Register.

(Die Ziffern bedeuten die Seitenzahlen.)



Piererche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.









